# Hemmung und Richtungsänderung begonnener Differenzierungsprozesse bei Phycomyceten

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

**Helene Götze**

aus Leipzig.

Mit 10 Abbildungen im Text.

Leipzig

Gebrüder Borntraeger

1918



# Hemmung und Richtungsänderung begonnener Differenzierungsprozesse bei Phycomyceten

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät der Universität Leipzig

vorgelegt von

**Helene Götze**

aus Leipzig.

Mit 10 Abbildungen im Text.

---

Leipzig
Gebrüder Borntraeger
1918

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren Pfeffer und Meisenheimer.

Leipzig, den 19. Januar 1918.

**Der Procancellar**
Steindorff.

Separatabdruck
aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Band LVIII, Heft 3.

589.2
G71h

Meinen lieben Eltern



# Inhaltsübersicht

Digitized by the Internet Archive
in 2016 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

https://archive.org/details/hemmungundrichtu00gotz

## Einleitung.

Deutlicher als die Phanerogamen mit ihrem dem Wechsel der Jahreszeiten angepaßten Lebensrhythmus zeigen die niederen Pflanzen die Abhängigkeit der Entwicklung von äußeren Faktoren. Denn bei ihnen lassen sich viel leichter alle von der Umwelt her einwirkenden Kräfte qualitativ und quantitativ variieren und ermöglichen so eine Analyse der äußeren Entwicklungsbedingungen. Eingehende Untersuchungen an vielen Vertretern der verschiedensten niederen Pflanzenkreise haben uns klar gezeigt, daß Wuchs und Fortpflanzungsweise weitgehend von den Außenfaktoren bestimmt werden und daß das Dogma eines inneren Rhythmus, eines autogenen Generationswechsels, für die Pilze und die meisten Algen nicht haltbar ist. Die bahnbrechenden Arbeiten von Klebs (25, 26) u. a. haben gezeigt, wie z. B. das Mycel von *Sporodinia*, der vegetative Thallus von *Vaucheria* zu geschlechtlicher oder ungeschlechtlicher Fortpflanzung zu bringen sind oder in rein vegetativem Wachstum lange Zeit gehalten werden können. Natürlich kann man bei diesem Wechsel zwischen Vegetieren und Fruktifizieren, zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Sporenbildung von einer Entwicklungsänderung sprechen. Gewöhnlich aber wird dieser Begriff doch in engerem Sinne angewendet.

Bei niederen und höheren Pflanzen liegen eine Fülle gelegentlicher Beobachtungen und Ergebnisse experimenteller Untersuchungen vor, die zeigen, daß eine noch nicht völlig differenzierte Anlage, die unter normalen Bedingungen ein bestimmtes Organ liefern

würde, sich unter Umständen zu einem anderen, morphologisch verwandten Gebilde entwickeln kann. Als Beispiel für viele ähnliche sei hier nur die Bildung von Laubblättern aus Niederblattanlagen, der Übergang eines Laubsprosses in ein Rhizom und umgekehrt genannt. Das Charakteristische dieser Fälle liegt im Vorhandensein einer determinierten Anlage. Freilich haben wir zumeist kein anderes Kennzeichen für diese Determination, als die spätere Entwicklung unter normalen Bedingungen. Das abweichende Verhalten unter anderen Verhältnissen lehrt aber, daß auch die Befähigung zu andersartiger Gestaltung vorhanden sein muß. Ist diese „Determination" daher nur eine willkürliche Annahme, die junge Anlage vielmehr ein omni- oder mindestens polypotentes Gebilde, das sich gleich leicht in der einen wie in der anderen Richtung entwickeln kann? Dann läge prinzipiell kein anderes Verhalten vor, als wie bei den eingangs erwähnten Pilzmycelien. Oder ist der Eingriff der veränderten Außenbedingungen doch stärker, so, daß eine bestehende Entwicklungstendenz erst abgeändert oder zugunsten einer anderen unterdrückt werden muß? Solange wir kein sichtbares Merkmal der Disposition oder inneren Anlagen kennen, solange kann ein Urteil über diese Verhältnisse nur auf deduktivem Wege gefällt werden. Viele Forscher neigen der ersten Ansicht zu, aber die Möglichkeit eines Wechsels der Determination (Pfeffer, 39 II, 170), einer realen Umbildung (Goebel, 18, 20) wird von anderer Seite als denkbar zugegeben. Der Mangel kontrollierbarer Gestaltungsvorgänge im Stadium der Änderung verbietet uns aber, in den angedeuteten Fällen mit Bestimmtheit von einer Entwicklungsänderung zu reden.

Unzweifelhafte Umbildungen dagegen liegen vor, wenn die Entwicklungsänderung erst später erfolgt. Die Ausbildung des tatsächlichen Endgebildes verläuft dann über ein Stadium, das normalerweise in seinem Entwicklungsgang nicht auftritt, erfahrungsgemäß aber in der Ontogenese eines anderen, mehr oder weniger verwandten Organs erscheint. Diese Zwischenstufe braucht in dem definitiven Organ nicht mehr erkennbar zu sein; sie kann einfach durch die späteren Wachstumsvorgänge oder auf komplizierterem Wege durch Rückdifferenzierungsprozesse beseitigt werden. Sie kann aber auch erhalten bleiben. Dann ist das Endergebnis ein Zwischengebilde, das morphologische Eigentümlichkeiten des ursprünglich angelegten mit den Merkmalen des definitiv gebildeten Organs vereint.

Um dergleichen sichtbare Umgestaltungen zu erreichen, müssen die Experimente bei solchen Stadien einsetzen, die sich schon klar als Vorstufen eines bestimmten Endgebildes erweisen. Ein aussichtsreiches Mittel erscheint die Herbeiführung solcher Außenfaktoren, die sich erfahrungsgemäß als die Entwicklungsbedingungen eines anderen, verwandten Organs darstellen. Möglicherweise können aber auch mehr oder minder starke Störungen den gleichen Erfolg haben.

Rein theoretisch genommen bestehen bei einem Eingriff in einen bestimmten Entwicklungsgang drei Möglichkeiten für das Verhalten des betreffenden Pflanzenteils. Entweder steht die Entwicklung still bis zum Wiedereintritt der ursprünglichen Bedingungen, deren allzulanges oder dauerndes Ausbleiben aber den Tod des in Frage kommenden Gebildes herbeiführen kann, oder die begonnene Ausbildung wird anscheinend ungestört fortgesetzt, oder endlich kann eine Umbiegung der Entwicklung auf ein anderes als das ursprüngliche Endziel hin erfolgen. Für jeden dieser gedachten Fälle stabil oder labil induzierter Entwicklung lassen sich Beispiele finden. Darum haben wir bei der Prüfung des Verhaltens einer Pflanze auf folgende Hauptpunkte zu achten: Sind hier Umgestaltungen überhaupt möglich? Bis zu welchem Stadium läßt sich die Entwicklung noch in andere Bahnen zwingen? Welcher Mittel bedarf es dazu?

Für die Untersuchung dieser Fragen sind solche Objekte besonders brauchbar, bei denen die zu untersuchenden Organe makro- oder mikroskopischer Betrachtung frei zugänglich sind, so daß eine fortlaufende Beobachtung ohne Störung des Entwicklungsganges möglich ist. Organe in Knospenlage oder in irgendwelche Hüllen eingeschlossene Fruchtkörper höherer Pilze scheiden darum als ungeeignet aus. Günstige Objekte sind dagegen niedere Pilze oder auch Algen. Diese bieten den weiteren Vorteil, daß ihre äußeren Lebensbedingungen z. T. schon eingehend durchforscht sind. Aus der Analyse der spezifischen Bildungsfaktoren der einzelnen Wuchs- und Fortpflanzungsformen gewinnt man wertvolle Hinweise, welche Mittel zur Erzielung von bestimmten Entwicklungsänderungen aussichtsreich erscheinen. Darum wurden zum Gegenstand nachfolgender Untersuchungen verschiedene niedere Pilze, Zygomyceten sowohl als auch Oomyceten, gewählt.

## A. Zygomyceten.

### I. *Phycomyces nitens.*

Das beliebte Objekt physiologischer Untersuchungen, *Phycomyces nitens,* bot sich auch hier bei der Suche nach günstigem Versuchsmaterial als geeignet dar. Außer seiner leichten Kultivierbarkeit, die ja aber auch vielen seiner Verwandten zukommt, waren die Größe und der kräftige Bau seiner Sporangien für diese Wahl ausschlaggebend. Denn dadurch war die Beeinflussung durch mancherlei mechanische Eingriffe erleichtert. Allerdings erschwert die dunkle Färbung der Membran eine Kontrolle der inneren Differenzierungsvorgänge.

*Phycomyces* wurde auf einem Nährboden gezogen, der 10 % Gelatine, 0,4 % Ammonnitrat, 0,2 % saures phosphorsaures Kalium, 0,02 % schwefelsaure Magnesia und 0,01 % Chlorcalcium, 2 % Traubenzucker und auf je 100 ccm dieses Nährbodens noch den durch kaltes Auslaugen gewonnenen Extrakt von 50 g Backpflaumen enthielt. Für diese Zusammensetzung war maßgebend, daß ein möglichst günstiger Nährboden gewählt werden mußte. Auf Pflaumensaft allein aber wurde selbst bei Zusatz von Traubenzucker keine so üppige Sporangienentwicklung erzielt, als wenn noch einige Nährsalze hinzugefügt wurden. Die Zusammensetzung dieser Salzlösung erfolgte im Anschluß an Eschenhagen (14). Diese Pflaumensaft-Traubenzucker-Nährsalzgelatine wurde in Kulturschälchen von 2,5 cm Durchmesser und 1,5 cm Höhe sterilisiert, und dann wurden einige Sporen von *Phycomyces* darauf übertragen. Sobald das Mycel die Gelatineoberfläche überzogen hatte, wurde diese mit einem sterilen Glimmerblättchen bedeckt, das einige Durchbohrungen aufwies. Durch diese vorgezeichneten Ausgänge allein konnten Sporangienträger hervortreten; und wenn von jedem Büschel noch eine Anzahl Träger entfernt wurden, enthielt jedes Kulturgefäß nur eine beschränkte, leicht kontrollierbare Anzahl von Sporangien. Übrigens wurde die erste Generation, die kleinen Primärsporangien, jedesmal entfernt, so daß für die Versuche nur die späteren, längeren und kräftigeren Sporangien verwendet wurden.

#### 1. Verhalten des Sporangienträgers.

Der Sporangienträger von *Phycomyces* ist ein wohl charakterisiertes, spezifisches Gebilde, das sich durch seinen bedeutend

größeren Durchmesser, den straffen, senkrechten Wuchs und seine gelbliche, später dunklere Färbung bestimmt von etwa gleichzeitig angelegten Lufthyphen unterscheidet.

Diese Träger werden stets nur an der Luft angelegt; denn bringt man ein Schälchen mit Mycel in Flüssigkeit, so wächst dieses zwar nicht mehr bloß auf und in der Gelatineschicht weiter, aber die in die Flüssigkeit entsandten Teile sind nur feine, verzweigte, myceliale Fäden. Es fragt sich nun, wie sich ein Träger verhält, der sich schon einige Zeit an der Luft entwickelt hat, wenn er in Flüssigkeit gebracht wird.

Um dies zu ergründen, wurden die eingangs beschriebenen Kulturschälchen in Glasküvetten mit plan geschliffenen Wänden gesenkt, die eine Beobachtung mit dem Horizontalmikroskop gestatteten. Zur Vermeidung phototropischer Krümmungen wurden die Versuche im Dunkelzimmer ausgeführt und nur während der Ablesung mit schwachem roten Licht beleuchtet. Die benutzte Flüssigkeit war entweder Wasser oder eine Lösung, die dieselben Bestandteile enthielt wie der Nährboden, und zwar in gleicher oder halbfacher Konzentration. Außerdem kamen auch Nährsalzlösung ohne Pflaumensaft und 5proz. Gelatine zur Verwendung.

Die erste sichtbare Reaktion war eine auffällige Verzögerung des Längenwachstums. Und zwar handelt es sich hier nicht um eine vorübergehende Verlangsamung, wie sie Trzebinsky (51) auf verschiedene Reize folgend beobachtet hat, sondern der Zuwachs bleibt dauernd gering, so daß nach 2—3 Tagen, wenn die Versuche abgebrochen wurden, weil die Träger zugrunde gegangen waren, nur wenige Millimeter Gesamtzuwachs zu verzeichnen waren. Dieses neugebildete Stück unterschied sich außerdem deutlich von dem unteren, in Luft gebildeten Teil. Es war von verschiedenem Durchmesser und mehrfach hin- und hergekrümmt (Abb. 1 *a*). Die Vermutung liegt nahe, daß der Aufenthalt in Flüssigkeit für den Träger eine sehr starke Schädigung bedeute und daß das verzögerte, abnorme Wachstum ein Zeichen beginnenden Absterbens sei. Dem widerspricht aber die Beobachtung, daß statt der geringen Verlängerung in den meisten Fällen eine andere Form lebhafter Wachstumstätigkeit einsetzte. An der Spitze oder an seitlich dicht unterhalb von ihr entstehenden flachgewölbten Ausbuchtungen entsprangen Fortsätze von bedeutend geringerem Durchmesser als der Träger, die sich bald mehr oder weniger verzweigten und so mycelialen Charakter trugen. Dabei trat ein Unterschied im Verhalten der

Wasser- und Nährlösungkulturen zutage. Erstere erzeugten vielfach nur unverzweigte Fortsätze, und auf jeden Fall war das Mycel nur kümmerlich entwickelt. Während es hier nur wenige spärlich verzweigte Äste bildete (Abb. 1*b*, *c*), die sich in ihrem gesamten Verlauf leicht verfolgen ließen, erfüllte es die Nährlösung in dichten, unübersehbaren Massen (Abb. 3).

Dieser Unterschied hängt wohl mit der verschiedenen Menge verfügbarer Nährstoffe zusammen. Zwar geht aus den Versuchen nicht hervor, ob der Träger der umgebenden Flüssigkeit Stoffe entnehmen kann, sicher hat aber das neuerzeugte feinwandige Mycel diese Fähigkeit. Das Mycel in der Nährlösung hat demnach reichlich Nährstoffe in seiner unmittelbaren Umgebung, während im Wasser nur die aus dem Nährboden herausdiffundierenden Mengen zur Verfügung stehen. Der Zuwachs ist hier hauptsächlich auf die aus dem Träger herangeschafften Nahrungsreserven angewiesen. Diese sind sicher nicht gering, da ja der junge Träger unter normalen Verhältnissen sehr rasch wächst und außerdem in kurzer Zeit das Sporangium erzeugt. Freilich erfolgt währenddessen auch eine dauernde rege Zufuhr vom Mycel her. Diese ist bei untergetauchten Trägern aber sicher nur gering, da bei Unterdrückung der Transpiration die Plasmaströmung stillsteht (44).

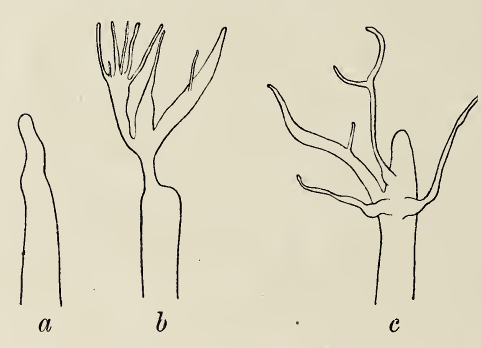



Abb. 1. *Phycomyces nitens.* Wuchsformen von Sporangienträgern (Stad. 1), die in Wasser untergetaucht wurden. Vergr. 13.

Nach 2, höchstens 3 Tagen gehen die Träger zugrunde. Schon mit schwacher Vergrößerung erkennt man, daß sich das Plasma an verschiedenen Stellen wolkig zusammenballt und stellenweise von der Membran abhebt. Das dauernd submerse Leben bedeutet anscheinend doch eine Schädigung, denn isolierte Trägerstücke können auf feuchtem Fließpapier längere Zeit lebend erhalten werden, selbst wenn sie durch die Erzeugung neuer Sporangien ihren Plasmagehalt verringern. Was die eigentliche Ursache der Schädigung ist, sei hier nicht näher untersucht. An anderer Stelle soll später analysiert werden, welche Außenfaktoren beim Übergang aus dem Luft- ins Wasserleben sich ändern und welche unter ihnen die Ursache des veränderten Verhaltens sein mögen.

Vorläufig halten wir nur das tatsächliche Ergebnis fest, daß die Sporangienträger in mycelialen Wuchs übergehen können, wenn sie in Flüssigkeit oder Gelatine gebracht werden.

Diese Tatsache ist nicht absolut neu. Schon De Bary (2, S. 158) gibt an, daß der Keimschlauch der Zygosporen von Mucorineen, der gewöhnlich ein Sporangium bildet, zu einem Mycel heranwachsen kann, wenn er an direkter Gonidienbildung gehindert, aber gut ernährt wird, z. B. wenn man ihn künstlich in Nährlösung untertaucht. Und Burgeff (7; II, S. 355) macht sich diese Tatsache zunutze, um den Thalluscharakter des Zygosporeninhaltes vor der Sporangienbildung festzustellen.

## 2. Verhalten des Sporangiums.

Über das Verhalten junger Sporangienanlagen von Zygomyceten liegen einige gelegentliche Beobachtungen vor. Burgeff (7; II, S. 412) berichtet von jungen Primärsporangien von *Phycomyces*, die er unter das Substrat, d. h. Agar, brachte, folgendes: „War eine erste Anlage in Form eines kleinen Köpfchens schon angelegt, so wird das Sporangium unter dem Substrat ausgebildet." Als Köhler (34, S. 223) von *Mucor stolonifer* abgeschnittene Träger mit Sporangien verschiedenen Stadiums in Nährlösung überführte, erreichte er, daß in zwei Fällen die untergetauchten Sporangien die schon eine Kolumella, aber keine innere Sporendifferenzierung aufwiesen, Hyphen auswachsen ließen, die sich in die Höhe richteten und über die Oberfläche des Nährtropfens erhoben, wo sie an ihren Enden zu kleinen Sporangien anschwollen. Meist aber gingen die abgeschnittenen Sporangien dieser Entwicklungsstufe zugrunde. Dies war bei jüngeren Stadien regelmäßig der Fall. Weiter entwickelte Stadien bildeten die Sporen fertig aus. Bei *Phycomyces* verhielt sich das Sporangium bei gleicher Behandlung vollständig passiv und starb schließlich ab. Ferner beobachtete Klebs (25, S. 497) ein vegetatives Auswachsen junger Sporangienanlagen von *Mucor racemosus* bei einem Luftdruck von 6—10 mm und gelegentlich bei Kultur des Pilzes auf konzentrierten Nährlösungen.

Es galt nun zu untersuchen, ob bei *Phycomyces* die Sporangienentwicklung fest induziert sei, so daß — wie die bisherigen Beobachtungen zeigten — auch unter stark veränderten Außenbedingungen, wenn nicht der Tod eintritt, nur eine normale Weiterentwicklung möglich sei, oder ob sich bei geeigneter Behandlung nicht ein ähnliches Verhalten einstelle wie bei *Mucor stolonifer* und *racemosus.*

Kulturen mit Sporangienanlagen in verschiedenen Stadien wurden gänzlich untergetaucht und zwar sowohl in Wasser als auch in Nährlösungen. Da deren Zusammensetzung keinen Einfluß auf das prinzipielle Verhalten hatte, wird der Kürze halber von Flüssigkeit schlechtweg gesprochen, wenn jetzt die verschiedenen Versuchsreihen gemeinsam behandelt werden.

Um nicht jedesmal das betreffende Stadium mit Worten beschreiben zu müssen, seien im Anschluß an die Arbeit Erreras (13) folgende Abkürzungen eingeführt:

Stad. 1: Träger ohne Andeutung von Köpfchenbildung;
Stad. 2: heranwachsendes Köpfchen, und zwar
2a: junges, kleines Köpfchen,
2b: älteres Köpfchen von fast definitiver Größe;
Stad. 3: Köpfchen von definitiver Größe während der Zeit des Stillstandes des Trägerwachstums;
Stad. 4: heranreifendes Köpfchen, und zwar:
4a: bräunliches Köpfchen kurz nach Wiederaufnahme des Trägerwachstums,
4b: dunkles, braunschwarzes bis schwarzes Köpfchen an langgestrecktem Träger;
Stad. 5: Träger mit bloßliegender Kolumella nach Entleerung des Köpfchens.

Nach dem Versenken in Flüssigkeit ging in Stad. 4a die Differenzierung weiter. Die hierbei erzeugten Sporen hatten ihre volle Keimkraft, wie Massenaussaaten auf Nährgelatine zeigten. Von einer Streckung des Trägers war aber nichts zu bemerken. Um festzustellen, ob diese völlig unterdrückt oder nur stark beschränkt würde, wurde ein Stad. 3 in viertelstündlichen Abständen kontrolliert. Sobald das Längenwachstum wieder begann, wurde die Kultur in Wasser gesenkt und nun der Zuwachs mit dem Horizontalmikroskop verfolgt. Nach 4 Stunden betrug dieser 938 $\mu$, in den nächsten 80 Minuten 1343 $\mu$, und in den folgenden 15 Stunden kamen nur noch 535 $\mu$ dazu. Dies ist ein Gesamtbetrag von nicht ganz 3 mm in einem Zeitraum von 20 Stunden, in dem an der Luft ein Zuwachs von mindestens ebensoviel Zentimeter erfolgt wäre. Die angeführten Zahlen lassen eine Beschleunigung des Wachstums erkennen. Eine darauffolgende Verzögerung wie beim Strecken unter normalen Bedingungen ist zwar nicht erwiesen, ist aber sehr wahrscheinlich, wenn man nicht einen plötzlichen Stillstand nach Erreichung der maximalen Geschwindigkeit annehmen will. Weitere

Messungen wurden nicht vorgenommen, da die Feststellung der Wachstumskurve außerhalb des Rahmens dieser Untersuchungen lag.

Stad. 3 verhielt sich verschieden. Es konnten wohl Sporen gebildet werden, in der Mehrzahl der Fälle aber degenerierte der Sporangieninhalt. Dies letztere Verhalten zeigten z. B. 15 von 22 in Nährlösung versenkten Köpfchen.

Ausnahmslos ging Stad. 2b zugrunde.

Interessant war das Verhalten von Stad. 2a. Manchmal starben auch diese jungen Köpfchen unverändert ab. Vielfach aber verlängerte sich die kugelige Sporangienanlage an der Spitze zu einem breiten, flach kegelförmigen Auswuchs. Dieser wuchs entweder zu einem längeren Fortsatz aus oder teilte sich bald in mehrere Äste, die an ihrer Spitze in Mycel übergingen (Abb. 2*a*, *b*). Es entstanden so aus dem Köpfchen heraus ganz ähnliche Gebilde, wie die undifferenzierten Sporangienträger unter gleichen Bedingungen an ihrem oberen Ende aufwiesen.

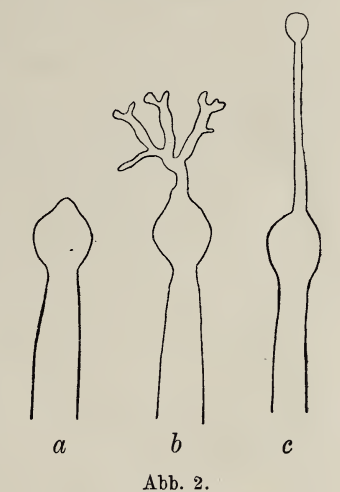



Abb. 2.
*Phycomyces nitens.* Entwicklungsänderung von Stad. 2.
*a* = nach 6 stünd. Aufenthalt in Wasser,
*b* = nach 24 stünd. Aufenthalt in Nährlösung,
*c* = 3 Stunden in Wasser, dann an der Luft. Vergr. 13.

Daß der Anreiz zum Durchwachsen des Köpfchens nicht zugleich notwendig der Anstoß zu mycelialer Gestaltung ist, lehrte vorübergehende totale Benetzung. Ein Stad. 2a wurde so lange untergetaucht gehalten, bis die kegelförmige Verlängerung des Köpfchens sich zeigte. Dann wurde die Flüssigkeit entfernt und die Kultur an der Luft stehen gelassen. Der Fortsatz verlängerte sich zu einem kleinen Sporangienträger von geringerem Durchmesser als der Hauptträger und differenzierte sich an seinem Ende zu einem normalen Sporangienköpfchen (Abb. 2*c*). Es gehen demnach zwei, durch das Experiment zu sondernde Reize vom Aufenthalt in Flüssigkeit aus, einmal der Anstoß zur Entwicklungsänderung überhaupt und dann die Bestimmung der Natur des Zuwachses.

Sicher brauchte aber die Flüssigkeit nicht so lange einzuwirken, bis ein äußerlich sichtbarer Erfolg die veränderte Entwicklungstendenz des Köpfchens andeutete. Denn dem anders gerichteten

Membranwachstum müssen schon innere Umstimmungen vorausgehen. Es galt darum festzustellen, wie lange die Flüssigkeit einwirken müsse, um eine Entwicklungsänderung zu induzieren. Brachte man Stad. 2a 10 oder 12 Minuten unter Wasser, so ging die Differenzierung an Luft ruhig weiter; nach 20 Minuten submersen Aufenthalts aber wurde aus dem Köpfchen ein neuer Träger erzeugt. Durch Versuche mit Nährsalzlösung wurde der kritische Zeitpunkt noch schärfer bestimmt. Hier erfolgte nach 10 Minuten langem Untertauchen normale Differenzierung, nach 15 Minuten schon Trägerbildung. Der Aufenthalt in Flüssigkeit ist demnach recht rasch wirksam. Dies mag wohl damit zusammenhängen, daß das Köpfchen so lebhaft wächst, wodurch ein Ausschlag in dieser oder jener Richtung sehr bald sich geltend machen muß.

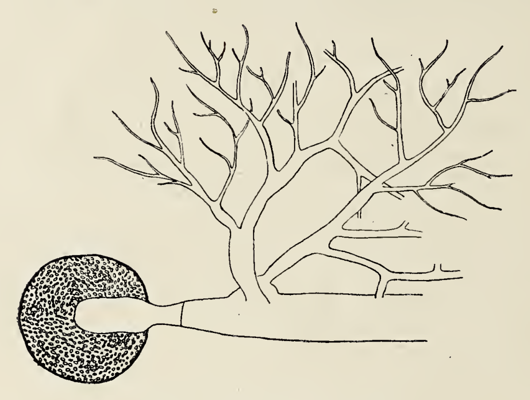


Abb. 3. *Phycomyces nitens.*
Stad. 4a nach 24stünd. Aufenthalt in Nährlösung. (Mycel nur z. T. gezeichnet.) Vergr. 16.

Bei diesen verschiedenen Versuchen blieb der Sporangienträger meist nicht unverändert. Dicht unter dem Köpfchen, im Bereich der Wachstumszone, entstanden seitliche Fortsätze, die sich je nach dem Charakter der Flüssigkeit mehr oder weniger verzweigten; und zwar entsprangen diese Fortsätze unterhalb einer Scheidewand, die den basalen Teil des Trägers gegen das entweder degenerierte oder sich weiter entwickelnde Köpfchen abgrenzte (Abb. 3). In einigen Fällen wuchs auch aus dieser Querwand heraus ein Mycel, das sich in dem degenerierten Köpfchen ausbreitete. Nur wenn Stadium 2a terminal ausgewachsen war, wurden nie seitliche Verzweigungen des Trägers beobachtet.

Anstatt in Flüssigkeit wurden verschiedene Kulturen in ein halbstarres, wasserreiches Substrat gesenkt, und zwar in 5 % Gelatine mit und ohne Nährstoffzusatz. Das Verhalten der verschiedenen Stadien entsprach ganz dem in Flüssigkeiten.

Dies legte die Vermutung nahe, ob nicht der Wassergehalt des umgebenden Mediums, der sicher die Transpiration unterdrückt,

die Ursache der ausbleibenden Differenzierung sei. Darum wurde eine Kultur in Paraffinöl gesenkt. Hierin erfolgte nicht nur die weitere Ausbildung schon angelegter Köpfchen, sondern auch undifferenzierte Träger erzeugten Sporangien. Dies Ergebnis war freilich erst dann eine klare Antwort auf die gestellte Frage, wenn wassergesättigtes Paraffinöl die Differenzierung unterband.

Paraffinöl wurde mit Wasser geschüttelt und diese grobe Emulsion mit einem am Boden befindlichen Überschuß von Wasser längere Zeit auf dem Wasserbade gekocht und dann rasch abgekühlt. Dies Verfahren wurde im Anschluß an Čelakowski (8) gewählt. Man konnte sicher sein, daß sich das Öl nach der angegebenen Behandlung mit Wasser gesättigt hatte. Außerdem enthielt es, wie seine trübe Farbe andeutete, emulgiertes Wasser, das reichlich in größeren bis feinsten Tröpfchen darin verteilt war, wie die mikroskopiscbe Kontrolle erwies. Dadurch mußten Schwankungen im Sättigungsgrad rasch ausgeglichen werden können. Zum Überfluß wurde das Versuchsgefäß, nachdem die *Phycomyces*-Kultur hineingesenkt worden war, unter eine feuchte Glocke gebracht und in den Thermostaten gestellt. Das Ergebnis war überraschend. Nach 24 Stunden wiesen sämtliche Träger mit und ohne begonnene Köpfchenbildung fertige Sporangien auf.

Zwar legt *Phycomyces* auch im dampfgesättigten Luftraum Sporangien an und bildet sie normal aus, wie wiederholte Versuche bewiesen. Doch könnte man annehmen, daß selbst bei völliger Konstanz der Außentemperatur in diesen Fällen der Sättigungsgrad eine lokale Verminderung erfahren habe, indem die zahlreichen rasch wachsenden und lebhaft atmenden Träger die Temperatur in ihrer Nachbarschaft erhöhten. Dadurch aber ist die Möglichkeit einer wenn auch schwachen Transpiration gegeben. Beim Aufenthalt in der Paraffinöl-Wasseremulsion ist diese aber verschwindend gering. Nehmen wir selbst eine geringe Erwärmung der Emulsion in der Nähe der wenigen Träger an, so wird der Konzentrationsverlust des im Öl gelösten Wassers von vielen benachbarten Stellen, nämlich den suspendierten Wassertröpfchen her, rasch ersetzt sein. Mangelnde Transpiration kann somit nicht als der die Differenzierung hemmende Faktor angesehen werden.

Der Ausfall der Versuche in der Paraffinöl-Wasseremulsion besagte nichts darüber, ob die Mischung von Öl und Wasser als solche das Ergebnis bedingt hatte oder ob die Verteilung der beiden Komponenten dabei eine Rolle spielte. Darum wurde durch

allmähliches Verreiben von 2 Teilen Öl, 7 Teilen Wasser und 1 Teil Dextrin (vgl. Zeitschrift für Kolloidchemie, Bd. XVIII, S. 129) eine Emulsion hergestellt, die das Wasser als geschlossene, das Öl als disperse Phase enthielt. In diese Mischung kam eine Kultur mit Stad. 2a. Nach 48 Stunden wurde kontrolliert. Aus dem Köpfchen entsprang ein verzweigtes Mycel. Ausschlaggebend scheint demnach zu sein, daß flüssiges Wasser auf größere Strecken hin mit dem Sporangium in unmittelbare Berührung kommt.

Bisher wurde stets das ganze Kulturgefäß in die Flüssigkeit gesenkt; die Außenbedingungen verschoben sich damit unmittelbar für die gesamte Pflanze. Vielleicht war aber solch totale Änderung gar nicht nötig. Möglicherweise genügte schon eine teilweise Benetzung, die entweder die in Differenzierung begriffenen Sporangienanlagen selbst treffen mußte oder die auch nicht unmittelbar auf diese einwirkend einen so starken Eingriff darstellte, daß die Gestaltungsprozesse der außerhalb der Flüssigkeit liegenden Sporangien mit beeinflußt wurden.

Um festzustellen, wieweit eine solche Abhängigkeit der Sporangienbildung von den auf die übrigen Pflanzenteile einwirkenden Außenfaktoren tatsächlich vorhanden ist, wurden *Phycomyces*-Kulturen nur so tief in Flüssigkeit gesenkt, daß der oberste Teil des Trägers daraus hervorragte. Zeigte dieser noch keinerlei Andeutung von Sporangienbildung, so wuchs er weiter und bildete dann nach einiger Zeit ein Sporangium. War die Köpfchenbildung schon eingeleitet, so schritt sie ruhig fort.

Nun wurde umgekehrt nur der oberste Teil der Sporangienträger mit der Flüssigkeit in Berührung gebracht. Zu diesem Zweck wurden die Kulturschälchen auf Objektträgern befestigt, die dann umgekehrt quer über Glasküvetten gelegt wurden. Diese Gefäße wurden darauf so weit mit Wasser oder Nährlösung beschickt, daß die Sporangienträgerenden auf die gewünschte Erstreckung hin in die Flüssigkeit ragten. Waren die Spitzen noch undifferenziert, so zeigten sie nach längerem Aufenthalt in der Flüssigkeit den unregelmäßig gestalteten Längenzuwachs oder die myceliale Aufteilung wie bei völligem Untertauchen. Auch Stad. 2a verhielt sich wie bei völlig submersem Aufenthalt. Tauchte ein Stad. 3 ein, so wurde die Sporendifferenzierung nicht gehindert, und es erfolgte gleichzeitig damit — wie unter normalen Verhältnissen — eine Streckung des Trägers. Diese war allerdings geringer als an Luft, immerhin wurden Beträge von über 1 cm erreicht, also mehr als

wie bei völligem Untertauchen (vgl. S. 344). Auch das Auftreten seitlicher Fortsätze unterhalb einer die degenerierten oder differenzierten Köpfchen abschließenden Querwand wurde fast immer beobachtet. Diese Fortsätze verzweigten sich in Nährlösung sehr bald in reiches, feines Mycel. In Wasser blieben sie meist unverzweigt und krümmten sich nach oben, so daß sie, da die Träger infolge der Versuchsanordnung ja mit der Spitze nach abwärts orientiert waren, von den Trägerenden weg der Basis zu wuchsen. War die Entfernung der Ursprungsstelle dieser Fortsätze vom Flüssigkeitsspiegel nicht gar zu groß, so wuchsen sie aus der Flüssigkeit in die Luft hinein und entwickelten dort Köpfchen. Für diese Wachstumsrichtung ist der Geotropismus verantwortlich zu machen, sind doch an Luft wachsende Träger erwiesenermaßen negativ geotropisch. Und positiver Aërotropismus, dessen Mitwirkung theoretisch nicht ausgeschlossen ist, kommt nicht in Betracht, da er bei den Keimschläuchen der Mucorineen zwar vorhanden ist (17), den Sporangienträgern von *Phycomyces* aber fehlt (43). Auch die Sporangienträger selbst krümmten sich manchmal nach der Flüssigkeitsoberfläche zurück. Den mit breiter Fläche auftreffenden großen Köpfchen gelang es nicht, die Oberflächenspannung zu überwinden, sie wölbten den Flüssigkeitsspiegel nur ein wenig vor und verblieben in dieser Stellung, so daß ihr sich weiter streckender Träger einen immer tieferen Bogen in die Flüssigkeit schlug. Die spitzen Träger im Stad. 1 dagegen durchbrachen die Oberfläche und bildeten dann nach kürzerem oder längerem Wachstum an der Luft Sporangien.

Diese Nachteile der inversen Stellung konnten bei Verwendung von Gelatine ausgeschaltet werden. Aufrechtstehende Träger wurden durch einen Spalt eines stark geleimten, kaum wasseraufsaugenden Kartonblättchens geführt und dieses am Kulturgefäß so befestigt, daß nur die Spitze des Trägers auf die gewünschte Länge über den Spalt ragte. Diese konnte nun in einen großen Tropfen 5-proz. Gelatine gehüllt werden, der durch das Kartonblättchen gestützt und am Herablaufen gehindert wurde. Das Ganze wurde unter eine feuchte Glocke gestellt. Undifferenzierte Träger durchbrachen die Gelatine und verhielten sich auch weiterhin normal. Ganz junge Köpfchen, die nur eben als Anschwellung sich von den Trägern abhoben, entwickelten terminale Fortsätze, die die Gelatine durchbrachen und dann Sporangien bildeten. Alle weiteren Stadien, auch Köpfchen von nicht definitiver Größe, wuchsen in der Gelatine völlig heran und entwickelten Sporen. Diese waren

zumeist sehr unregelmäßig gestaltet, besaßen aber ihre volle Keimkraft. Die zweite Streckungsperiode des Trägers unterblieb, dafür entsprangen aber unterhalb der Gelatine ein oder zwei Seitenzweige mit Sporangien.

Somit besteht erstens ein kleiner gradueller Unterschied zwischen völlig und teilweise versenkten Kulturen. Bei letzteren wird die Streckung des Trägers, wenigstens in Flüssigkeit, nur etwas gemindert. Demnach ist der Zustand des Trägers am Zustandekommen des Endeffektes wenig, aber doch nachweisbar mit beteiligt. Sein Einfluß ist zu gering, als daß er die normalen Bedingungen ausgesetzte Wachstumszone an Streckung und Differenzierung hindern könnte, wenn er untergetaucht ist; aber umgekehrt kann der an Luft befindliche Träger den die normale Entwicklung hemmenden Faktoren, die das Köpfchen selbst treffen, ein wenig entgegenwirken.

In den Versuchen trat ferner ein Unterschied im Verhalten der in Flüssigkeit tauchenden und der mit Gelatine umhüllten Köpfchen auf, indem nur im letzteren Fall die weitere Differenzierung junger Sporangienanlagen durch das Eintauchen nicht gehemmt wurde. Um festzustellen, ob dies dadurch bedingt wurde, daß das Sporangium im Gelatinetropfen nach allen Seiten hin, nur durch eine dünne Gelatinelage getrennt, mit der Atmosphäre in Verbindung stand oder ob eine spezifische Gelatinewirkung darin zum Ausdruck kam, wurde ein junges Köpfchen in ein Kulturschälchen mit 5 % Gelatine eingetaucht. Dadurch war eine ähnliche Anordnung von einbettendem Medium und atmosphärischem Luftraum geschaffen wie beim Eintauchen der Träger in Flüssigkeiten. Das junge Sporangium verhielt sich bei dieser abgeänderten Versuchsanordnung wie vorher: es entwickelte Sporen, auch wenn es beim Eintauchen noch lange nicht seine definitive Größe erreicht hatte. Da dies im Wasser nie beobachtet wurde, hier vielmehr die Sporangien dieses Stadiums vegetativ auswuchsen, muß man annehmen, daß die die Differenzierung hemmende Wirkung von Gelatine nicht ganz so groß ist wie die von Flüssigkeiten. Damit stimmt auch die Beobachtung von Burgeff (7; II, 412) überein, daß junge Sporangien sich weiter differenzieren, wenn sie mit Agar bedeckt werden.

Die Differenzierungsvorgänge im jungen Sporangium werden, wie wir erfahren haben, durch eine Änderung der Kulturbedingungen von Mycel und Träger nicht beeinflußt. Deutet diese Tatsache

nun auf eine ziemlich beträchtliche Unabhängigkeit des einmal angelegten Sporangiums von der übrigen Pflanze, oder machen sich die veränderten Bedingungen nur nicht geltend, weil sie nicht das Sporangium unmittelbar treffen? Die Wirkungen, die von ihnen sicher, wenn auch nicht morphologisch nachweisbar, auf das Trägerplasma ausgehen, könnten ja solche Veränderungen herbeiführen, die auf die Sporangiengestaltung überhaupt keinen Einfluß haben oder die im normal tätigen Sporangium rückgängig oder unwirksam gemacht werden. Eigentlich ist eine innige Wechselwirkung zwischen den einzelnen Teilen wahrscheinlich, zumal bei den Phycomyceten keine Zellwände die Verbindung erschweren.

Zur Feststellung des Grades dieser Abhängigkeit wurde das Verhalten isolierter Sporangien untersucht. Diese wurden mit dem obersten Stück des Trägers abgeschnitten und einige Zeit auf feuchtem Fließpapier liegen gelassen, bis sich durch Plasmagerinnsel ein vorläufiger Wundverschluß gebildet hatte. Eine eigentliche Membran war in dem Zeitraum von 1—2 Stunden noch nicht entstanden. Diese Stücke wurden sodann in Flüssigkeit versenkt.

Wenn man turgeszente Träger in Flüssigkeit zerschnitt oder die an der Luft abgeschnittenen Spitzen sofort in die Lösung brachte, kam es an den isolierten Stücken nie zur Bildung einer Abschlußmembran. Das Plasma schloß sich nicht von den Rändern her zusammen, quoll auch nicht in scharf konturierten Ballen aus, wie beides später bei *Saprolegnia* beobachtet wurde und auch schon lange von *Vaucheria* und anderen Algen her bekannt ist, sondern floß breit in die Flüssigkeit aus und verteilte sich darin. Nur wenn man eine ganze Kultur in Flüssigkeit versenkte und dann von den Trägern ein Stück abschnitt, konnten die basalen Stümpfe sich manchmal gegen die Flüssigkeit abschließen. An der Wundstelle sah man dann einen großen, aus der Wunde weit herausgequollenen Ballen degenerierten Plasmas, und an der Grenze zwischen ihm und dem lebenden Plasma hatte sich innerhalb des Trägers die Wundmembran gebildet. Diese war keine ebene oder flach gewölbte Zellulosehaut, sondern war unregelmäßig gewellt und ähnelte so den Membranen, die sich bildeten, wenn man die Träger an der Luft reduzierte.

Wie von vornherein zu erwarten war, verhielten sich die isolierten Stücke nicht anders als gänzlich untergetauchte Kulturen. Aus dem Köpfchen in Stad. 2a und an den Spitzen oder Seiten von Stad. 1 entwickelte sich Mycel; Stad. 2b ging stets, Stad. 3 meist zugrunde.

Schwammen die abgeschnittenen Enden auf der Flüssigkeit, so entsprang aus dem Köpfchen in Stad. 2a entweder ein Fortsatz, der sich in steilem Bogen vom Flüssigkeitsspiegel abwandte und später ein Köpfchen erzeugte, oder es entwickelte sich in die Flüssigkeit hinein ein Mycel.

Da bei dieser Versuchsanordnung eine allseitige Benetzung des jungen Sporangiums nicht ausgeschlossen war und womöglich auch schon die einseitige Berührung mit der Flüssigkeit den tatsächlichen Erfolg bedingen konnte, wurden nun die abgeschnittenen Enden so behandelt, daß die neuen Bedingungen sich möglichst wenig von den alten unterschieden, d. h. in diesem Fall, daß die Sporangienköpfchen frei in die Luft ragten. Die Stücke wurden darum, sobald sich ein Wundverschluß gebildet hatte, mit dem unteren Ende in Glaskapillaren gesteckt, die so tief in einem größeren Gefäß standen, daß von diesem her die Kapillaren den Verlust an Flüssigkeit, der durch den Feuchtigkeitsverbrauch des Trägers entstand, immer ersetzen konnten. Eine Senkung des Flüssigkeitsspiegels durch Verdunstung wurde dadurch vermieden, daß die ganze Versuchsanordnung unter eine feuchte Glocke zu stehen kam.

Stad. 2a differenzierte sich unter diesen Bedingungen nicht weiter, wohl aber Stad. 3, sondern entsandte aus dem Köpfchen einen neuen kleinen Träger mit Sporangium. Das Unterscheidende zwischen diesen und den früheren Versuchen liegt in der Lösung der Verbindung zwischen dem Sporangium und der übrigen Pflanze. Das dadurch erzielte Auswachsen des Köpfchens kann auf verschiedenen Ursachen beruhen. Vielleicht fehlten dem jungen Sporangium noch spezifische Stoffe für die Sporenbildung? Dann hätte das Stück aber kein neues, völlig ausgebildetes Sporangium reproduzieren können. Solch hypothetische Bildungsstoffe sind zur Deutung des Sachverhalts gar nicht nötig, da schon die verminderte Plasmazufuhr allein die Reaktion bedingen könnte. Das eben angelegte Köpfchen nimmt sehr rasch an Größe zu, was durch ein reichliches Zuströmen von Plasma ermöglicht wird. Dies ist nach dem Abschneiden ausgeschlossen, selbst wenn man dem abgeschnittenen Ende dadurch Nährstoffe zur Verfügung stellt, daß man es mit seiner Basis in Nährlösung bringt. Das Trägerplasma kann diese aufnehmen und verarbeiten, wie aus der Tatsache hervorgeht, daß isolierte Trägerstücke in Nährlösung ein kräftiges Mycel entwickeln können. Aber diese Nährstoffe müssen erst vom Plasma in organisierte Substanz verwandelt werden, und so wird die Plasma-

zufuhr zum Köpfchen auf jeden Fall wesentlich verlangsamt. Muß aber darum die Entwicklung in andere Bahnen lenken; könnte nicht die weitere normale Ausbildung der langsamen Zuführung von Plasma entsprechend nur bedeutend verzögert werden? Darum ist eine andere Deutungsmöglichkeit noch zu bedenken. Vielleicht ist auch unter normalen Verhältnissen der ersten Anlage des Köpfchens noch gar nicht die gesamte weitere Entwicklung induziert, sondern diese wird schrittweise weitergeleitet durch Anstöße von der übrigen Pflanze her. Ob diese Reize durch Zustandsänderungen im Mycel oder im Träger gegeben werden, ob sie physikalischer oder chemischer Natur sind, entzieht sich unserer Erfahrung. Wir können aber untersuchen, ob überhaupt eine solche Beeinflussung von der Pflanze her auf die Trägerspitze erfolgt, indem wir die Plasmazufuhr erschweren, ohne aber die Verbindung mit der übrigen Pflanze völlig aufzuheben.

Um dies zu erreichen, wurde der Träger in etwa 5 mm Entfernung vom Köpfchen durch einen feinen Zwirnfaden eingeschnürt. Bei zu straffem Anziehen knickte der Teil über dem Faden ein und ging zugrunde. Bei einiger Übung konnte bald aber erreicht werden, daß der ganze Träger aufrecht blieb und nur an der Umschnürungsstelle eingeengt wurde. Nachträgliche Kontrolle unter dem Mikroskop nach Abbruch des Versuchs zeigte, daß eine Querwand nicht gebildet war. Die Membran in der Nachbarschaft der Schlinge war in Längsfalten gelegt, und das Plasma war hier auf eine kurze Strecke hin dunkel und erinnerte im Aussehen an den provisorischen Wundverschluß, der an abgeschnittenen Trägerstücken aus gerinnenden Plasmateilen gebildet wird. An so strangulierten Trägern entwickelten Stad. 2b und 3 Sporen, Stad. 2a entsandte einen terminalen Fortsatz mit kleinem Köpfchen. Außerdem entsprang bei allen Stadien unterhalb der Umschnürungsstelle ein seitlicher Träger mit Sporangium (Abb. 4).

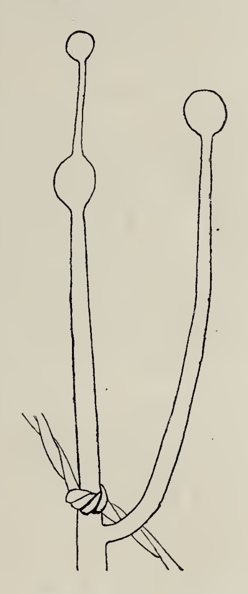


Abb. 4. *Phycomyces nitens;* Stad. 2. 24 Stunden nach dem Abschnüren. Vergr. 13.

Die Plasmagerinnsel versperren nun zwar dem zum ursprünglichen Köpfchen strömenden Plasma mehr oder weniger den Weg, könnten den Austausch gelöster Stoffe sicher aber nicht hindern.

Eine durch diese vermittelte Einwirkung wäre also möglich, ist aber nach den Versuchsergebnissen nicht vorhanden.

Die Stoffzufuhr zum Trägerende wird durch das Abschnüren nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verändert, indem eine Verschiebung des Verhältnisses zwischen festen und gelösten Stoffen eintritt. Es kann der Spitze jetzt hauptsächlich nur noch Flüssigkeit zugeführt werden, eine Vermehrung ihres Plasmagehalts durch Zufuhr von der Trägerbasis her findet kaum mehr statt. Nun wäre ja die Möglichkeit denkbar, daß das halbausgewachsene Sporangium zur Sporenbildung überginge. Diese fordert nicht ein absolutes Plasmaminimum, das durch die im Köpfchen des Stad. 2a enthaltene Menge unterschritten ist. Denn isolierte junge Köpfchen können auf Wasser schwimmend oder auf feuchtem Fließpapier liegend kleine Träger mit wohlausgebildeten Sporangien erzeugen, und selbst kleine Trägerstücke sind, wie später noch gezeigt werden soll, dazu fähig. Allerdings sind diese Sporangien von vornherein kleiner angelegt. Vielleicht muß ein bestimmtes Verhältnis zwischen Köpfchengröße und Trägerbreite herrschen? Wahrscheinlich besteht, allgemeiner gesagt, ein Zusammenhang zwischen den Proportionen der Sporangien und der verfügbaren Plasmamenge. Wird diese vermindert, so wird der ursprüngliche Bauplan aufgegeben und eine neue, den veränderten Verhältnissen entsprechende Anlage geschaffen. Vielleicht wird dies nötig, weil unter den alten Raumverhältnissen das Plasma nicht die zur Sporenbildung nötige Beschaffenheit einnehmen kann. Die Sporen enthalten bekanntlich reichlich Reservestoffe, bestehen daher und wohl auch im Interesse erhöhter Widerstandsfähigkeit aus zellsaftarmem, äußerst dichtem Plasma. So unterscheidet sich auch das Sporangium, selbst wenn noch keine Andeutung von Sporendifferenzierung zu sehen ist, durch seinen Gehalt an dichtem Plasma von den vegetativen Teilen. Nun ließe sich wohl denken, daß das abgeschnittene oder abgebundene Köpfchen im Stad. 2a noch nicht genügend konzentriertes Plasma enthält, um zur Sporenbildung überzugehen. Taucht das untere Ende der abgeschnittenen Spitze gar noch in Flüssigkeit oder werden dem abgeschnürten Teil von der Trägerbasis her vorwiegend gelöste Stoffe zugeführt, so wird die Plasmakonzentration noch herabgesetzt, der Differenzierung damit entgegengewirkt. Die normale Ausbildung des Sporangiums wäre demnach nicht an die Wirkung besonderer Stoffe, noch an bestimmte Plasmamengen gebunden, sondern von der Plasmaqualität, und zwar einem bestimmten, relativ

geringen Flüssigkeitsgehalt abhängig. Damit ist das Problem der Sporangienbildung selbst nicht gelöst. Wir wissen nicht, warum und wie im normalen Entwicklungsgang von einem bestimmten Zeitpunkt ab diese erforderliche Konzentration erzielt wird. Vielmehr handelt es sich nur um einen Deutungsversuch für das Ausbleiben der Differenzierung unter gewissen Bedingungen. Wir müssen zudem immer im Auge behalten, daß die einfachste Erklärung, bei der wir die Kausalzusammenhänge zu erkennen glauben, uns zwar am meisten zusagt, daß sie aber nicht die zutreffende zu sein braucht. Möglicherweise wirkt die plötzliche Verlangsamung oder Unterbindung der Plasmazufuhr als Reiz, der auf nicht übersehbarem Wege die beobachtete Reaktion auslöst. Immerhin können wir einmal versuchen, ob obige Erklärung auch für die übrigen Fälle, in denen ein Auswachsen des Köpfchens beobachtet wurde, anwendbar ist.

Könnte z. B. auch in Flüssigkeiten die Unmöglichkeit, die für die Sporenbildung nötige Plasmamenge nach dem Köpfchen zu schaffen, die Ursache der ausbleibenden Differenzierung sein?

In dem Mycel und noch mehr in den Trägern herrscht ein bedeutender osmotischer Druck. Beispielsweise bedurfte es in einem Falle 25 % Traubenzucker, um das Mycel zu plasmolysieren. Da demnach die Flüssigkeiten, in die die Kulturen versenkt wurden, stark hypotonisch waren, ist eine Wasseraufnahme durch die Pflanze sehr wahrscheinlich. Aber einfach eine dadurch hervorgerufene Verwässerung des Protoplasten anzunehmen, geht doch nicht an. Denn erstens vermögen submers wachsende Pilze durch innere Regulationen ihre Plasmakonzentration lokal zu steigern und auch in Flüssigkeiten zu fruktifizieren, und zweitens wird das Sporangium normal ausgebildet, wenn nur das junge Köpfchen über den Flüssigkeitsspiegel ragt, die wasseraufnehmende Oberfläche also noch recht bedeutend ist.

Vielleicht aber beeinflußt das Untertauchen die inneren Prozesse, die die rasche Plasmazufuhr ermöglichen und veranlassen. Dies sind einmal die Plasmaströmung und dann wohl die lebhafte Atmung in dem rasch wachsenden Köpfchen, wodurch ein schneller Ersatz von Bau- und Betriebsstoffen nötig wird. Plasmaströmung hat Schroeter (44) nur bei Transpiration und Konzentrationsdifferenzen nachgewiesen. Beim Untertauchen wird erstere ausgeschaltet. Aber Konzentrationsunterschiede, nämlich zwischen dem Nährboden und der Flüssigkeit, treten auf, und die Strömung

müßte aus diesem Grunde weitergehen. Da aber auch die Köpfchenatmung wesentlich erschwert wird, ließe sich denken, daß die hemmenden Faktoren die fördernden soweit überwiegen, daß die resultierende Plasmabewegung nicht das für die Differenzierung nötige Ausmaß erreichte. Und das gleiche ließe sich, wie schon früher angedeutet wurde, für die nur mit der Spitze eintauchenden Träger annehmen. Bei ihnen ist die Transpiration auf der ganzen Trägerlänge ungehindert, Strömung also möglich, dafür ist aber die Köpfchenatmung herabgesetzt. Demgegenüber ist zu beachten, daß in Paraffinöl, wo doch auch Konzentrationsunterschiede zwischen dem Nährboden und der darüber befindlichen Flüssigkeit bestehen und wo doch auch die Atmung herabgesetzt ist, die Differenzierung dennoch erfolgt. Die Verhältnisse liegen demnach doch nicht so einfach, und damit sind wir vor die Notwendigkeit gestellt, entweder die angegebene Deutung überhaupt zu verwerfen, weil sie nicht auf alle Beobachtungen anwendbar ist, oder anzunehmen, daß verschiedene Faktoren zu dem gleichen Ergebnis führen können. Dies ist nicht undenkbar; ist doch jede Lebensäußerung vielfach bedingt, so daß gar wohl die Änderung dieser oder jener Komponente in gleichem Sinne wirken kann.

Da die Gesamtheit der durch die äußeren Veränderungen bewirkten Vorgänge im Zellinnern sich der direkten Beobachtung entzieht, kann die Frage nach den inneren Voraussetzungen des abweichenden Bildungsganges nicht eindeutig beantwortet werden. Der Anfang der Kette von Vorgängen ist der Erforschung noch am ehesten zugänglich, wenn es nämlich gelingt, die Funktionen zu erkennen, die durch die Änderung der Außenbedingungen unmittelbar beeinflußt werden. Da durch den Aufenthalt in Flüssigkeit für ein dem Luftleben angepaßtes Gebilde wie den Sporangienträger eine ganze Reihe von Außenfaktoren verändert werden, muß dieser Komplex von Bedingungen erst analysiert werden. Gelingt es dabei, die Komponenten herauszufinden, die die Änderung bewirken, so kann von hier aus möglicherweise auf die physiologischen Vorgänge geschlossen werden, die zuerst betroffen werden.

Zuerst sei untersucht, wie weit der verminderten Sauerstoffzufuhr eine Bedeutung für die Versuchsergebnisse zukommt! Für *Phycomyces* liegen ältere Beobachtungen (55) vor, wonach erst bei einem Luftdruck von 3—5 mm das Wachstum der Sporangienträger eingestellt wird. Selbst wenn man annimmt, daß für die Anlage der Köpfchen ein etwas höherer O-Druck nötig wäre als für das

Wachstum der noch undifferenzierten Träger, ist es nicht verwunderlich, daß der Aufenthalt in Paraffinöl keinen umgestaltenden Einfluß ausübt. Denn Čelakowsky hat — zwar nicht auf dem Wege direkter Messung, sondern durch eine biologische Beobachtung[1]) — wahrscheinlich gemacht, daß „die im Paraffinöl bei Zimmertemperatur herrschenden O-Verhältnisse denjenigen entsprechen, welche in einem gleichtemperierten Luftraum bei einem Luftdruck von über 15 mm (also etwa in der Nähe von 20 mm) herrschen würden".

Nehmen wir in Ermangelung direkter Messungen obige Angabe Čelakowskys zur Grundlage eines Vergleichs zwischen dem O-Gehalt von Paraffinöl und Wasser, um zu sehen, ob letzteres vielleicht bedeutend weniger Sauerstoff enthält als das Öl und darum die Ausbildung von Sporangien nicht gestattet! Luftgesättigtes Wasser von 18° C enthält nach Winkler (s. Landolt-Börnstein: Physikal.-chem. Tabellen, 3. Aufl., 1905) bei normalem Barometerstand in 1000 ccm 6,61 ccm $O_2$. 1000 ccm Luft enthalten bei 20 mm Druck = 5,5 ccm $O_2$. Einem nur eben in die obersten Wasserschichten gesenkten Köpfchen würde danach hier mehr Sauerstoff zur Verfügung stehen als in dem gleichen Volumen Paraffinöl. Freilich müßten bei einem längeren submersen Aufenthalt, also bei fortgesetztem O-Verbrauch, auch die Diffusionsgeschwindigkeiten von Luft in den verschiedenen Flüssigkeiten in Betracht gezogen werden. Soviel geht aber aus diesen Andeutungen schon hervor, daß schwerlich ein geringerer O-Gehalt den Unterschied des Verhaltens in Wasser zu dem in Paraffinöl bedingt.

Auffallend ist nun, daß die Köpfchen in neue Träger auswuchsen, wenn sie zwecks O-Abschlusses in Schweinefett gehüllt wurden. Zwar können die verschiedenen Fette sich in bezug auf ihre Durchlässigkeit für Sauerstoff wesentlich unterscheiden. Čelakowsky hat nachgewiesen, daß durch Vaseline 25 mal weniger O hindurchgeht, als durch die gleiche Fläche Paraffinöl in derselben Zeiteinheit. Aber nehmen wir selbst ähnliche Unterschiede zwischen Paraffinöl und Schweinefett an, so müssen wir doch bedenken, daß die Fettschicht nur von geringer Dicke — höchstens 1 mm — war. Darum mag dahingestellt bleiben, ob hier vielleicht andere Faktoren mit im Spiele sind.

---

1) Čelakowsky (8) beobachtete, daß *Mucor racemosus* bei Kultur in Paraffinöl z. T. dieselben Bildungsanomalien aufwies, die Klebs bei vermindertem Luftdruck festgestellt hatte.

So wenig wie die geringe O-Menge kann die fehlende Transpiration für den Ausfall der Versuche verantwortlich gemacht werden. Dies lehrt die normale Differenzierung in feuchtem Paraffinöl. Diese beiden Faktoren scheiden demnach aus. Was sonst noch bleibt, ist schwer zu sagen und noch schwerer in seiner Wirkung zu bestimmen. So wenig es Klebs (28) gelungen ist, den wesentlichen, die Bildung der Fortpflanzungsorgane auslösenden Reiz des Luftlebens festzustellen, so wenig ist es umgekehrt hier möglich, den die Differenzierung unter Wasser hindernden Faktor zu ermitteln. Wir müssen uns mit der Feststellung der Tatsache begnügen, daß bei submerser Kultur von *Phycomyces* die Anwesenheit von flüssigem Wasser oder Gallerte, und zwar — denken wir an die Versuche mit Paraffinöl-Wasseremulsion — deren direkte, kontinuierliche Berührung mit dem Sporangium selbst für das Ausbleiben der Differenzierung verantwortlich zu machen ist. Hierzu stimmen auch die Beobachtungen Čelakowskys (9, S. 29), daß bei *Aspergillus* die Konidienerzeugung in Paraffinölemulsion dort eingestellt wurde, wo Wassertröpfchen die Fruktifikationsorgane berührten.

Die einzelnen Stadien unterscheiden sich insofern voneinander, daß Stad. 3 sich bei den angewandten Versuchsbedingungen nur weiterdifferenziert oder, wie Stad. 2b fast immer, zugrunde geht. Stad. 2a und 1 dagegen sind einer Entwicklungsänderung fähig, indem sie entweder in vegetatives Wachstum, also in Mycelbildung, übergehen oder, anstatt das angelegte Köpfchen fertig auszubilden, daraus einen neuen Träger mit Sporangium reproduzieren. Betrachten wir diese jüngeren Stadien zuerst, so müssen wir, je nachdem wir den Nachdruck auf die Differenzierung oder die Entwicklungsänderung legen, fragen: Warum ist unter den obwaltenden Bedingungen bis zum Stad. 2b keine weitere Differenzierung möglich? oder: Warum ist nur bei Stad. 1 und 2a eine Entwicklungsänderung erreichbar?

Differenzierung und Entwicklungsänderung schließen sich natürlich aus; Stillstand der normalen Ausbildung und Entwicklungsänderung bedingen sich aber nicht gegenseitig. Wenigstens kann ersterer nicht als die Ursache der letzteren angesehen werden. Denn wir kennen Fälle, wo die Entwicklung bei Änderung der Außenfaktoren stillsteht und dann erneut aufgenommen wird, wenn die geeigneten Bedingungen wieder geschaffen werden. Ebenso wurde beim Untertauchen abgeschnittener Spitzen manchmal beobachtet,

daß das Köpfchen unverändert verharrte, während sich unter ihm ein seitlicher Fortsatz entwickelte. Wir können also nur sagen, daß die ausbleibende Differenzierung die Entwicklungsänderung ermöglicht. Dies ist nicht verwunderlich, weil in diesen Stad. 1 u. 2a sehr wachstumsfähige Gebilde vorliegen, deren reicher Plasmagehalt ersichtlich noch nicht in bestimmter Richtung differenziert ist.

Diese Faktoren, die den frühen Stadien die Umdifferenzierung gestatten, geben uns einen Hinweis auf die Ursachen, die den späteren Stadien ein gleiches Verhalten verwehren. Unterbleibt nun das Auswachsen im Stad. 3, weil die Köpfchenmembran nicht mehr wachstumsfähig ist, oder liegt der Grund in der Unfähigkeit des Protoplasmas? Die Entscheidung darüber wurde durch Dislozierung des Sporangienplasmas erbracht, indem der Köpfcheninhalt mit erwiesenermaßen wachstumsfähigen Membranteilen umhüllt wurde. Den Nachweis, daß solche Plasmafusion von einem Träger in einen anderen möglich sei, hat Burgeff (7) schon geliefert. Fraglich war, ob auch die Sporangienköpfchen einen solchen starken Eingriff gestatten. Dies ist tatsächlich der Fall. Die Köpfchen in Stad. 3 wurden mit einem 5 bis 7 mm langen Trägerstück abgeschnitten und auf einen Objektträger gelegt. Durch sanftes Streichen mit einer gebogenen Nadel wurde der Plasmainhalt des Trägers herausgequetscht und dann durch gelinden Druck auf das Köpfchen dessen Inhalt in den leeren Schlauch befördert. Ließ man dieses künstliche Sporangium in einer kleinen feuchten Kammer liegen, so konnte man nach einiger Zeit fertige Sporen in dem Träger sehen. Diese hatten zwar meist nicht die typische längliche Form der *Phycomyces*-Sporen, sondern waren recht verschieden groß und unregelmäßig rundlich, besaßen aber alle die Keimkraft (Abb. 5). Übrigens bedurfte es nicht einmal der Umhüllung mit einer pflanzlichen Membran; auch in einer Glaskapillare und sogar flach auf dem Objektträger ausgebreitet konnte die endgültige Sporenbildung sich vollziehen. Nur mußte im letzteren Falle das empfindliche Plasma vor dem Austrocknen geschützt werden. Darum ward eine sehr kleine feuchte Kammer hergestellt, indem ein Stück feuchtes Fließpapier mit kleinem,

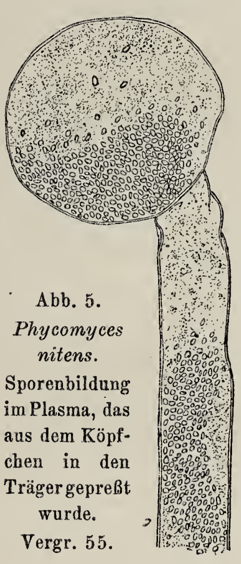


Abb. 5. *Phycomyces nitens.* Sporenbildung im Plasma, das aus dem Köpfchen in den Träger gepreßt wurde. Vergr. 55.

rundem Ausschnitt auf den Objektträger gelegt wurde, das dicht am Träger abgeschnittene Köpfchen in den ausgesparten freien Raum gebracht und durch das Aufdrücken eines Deckgläschens der Sporangieninhalt herausgedrückt und gleichzeitig die feuchte Kammer geschlossen wurde.

Das Plasma in Stad. 3 ist nicht mehr so gleichmäßig körnig wie in den vorhergehenden Phasen der Entwicklung. Zwar ist keine Andeutung von Sporenmembranen zu sehen, und in Flüssigkeit gebracht verteilt es sich gleichmäßig. Aber der in Luft austretende Inhalt hat Polyederstruktur, indem dichte, dunkle Partien von einem Saum helleren, weniger körnigen Plasmas umgeben sind.

Erfahrungsgemäß können bei *Phycomyces* wie auch bei anderen Mucorineen (s. 6, IV, S. 69) kleine Teile des vegetativen Thallus die ganze Pflanze reproduzieren. Daß dies dem Köpfchen im Stad. 3 nicht mehr gelingt, deutet auf eine feste Induktion des Plasmas. Wir müssen annehmen, daß im Stad. 3 die ersten Schritte zur Sporenbildung unternommen werden durch Sonderung des Plasmas in einzelne, den späteren Sporen entsprechende Partien und daß von diesem Zeitpunkt ab das Plasma die Fähigkeit zum Vegetativwerden verloren hat. Die Sporen müssen fertig gebildet werden, wobei sie eine bemerkenswerte Unabhängigkeit von dem Ort ihrer Bildung zeigen, oder das Plasma geht zugrunde.

Die Sporenbildung an fremdem Ort läßt erkennen, wie wenig das ältere Sporangium auf den Zusammenhang mit der übrigen Pflanze angewiesen ist. Die letzten Schritte der Sporenbildung sind anscheinend Umsetzungen im Köpfchenplasma allein, die der Zufuhr von Nahrungs- und Bildungsstoffen von außen, d. h. vom Träger her, nicht mehr bedürfen. Das Sporangium ist gewissermaßen ein selbständiges Gebilde geworden, selbst wenn es sich noch nicht durch die Kolumella vom Träger abgegrenzt hat.

Diese Selbständigkeit wird nicht nur durch das Experiment erwiesen, sie kommt auch in dem natürlichen Verhalten mancher Pilze zum Ausdruck. So fallen bei *Mucor circinelloides* die Sporangien oft vor der Sporenbildung ab (15, S. 205), und bei *Saprolegnia monilifera* lösen sich die Oogonien vor der Eibildung aus dem Mycelverband.

## II. *Rhizopus nigricans.*

Die Erfahrungen mit *Phycomyces,* die den negativen Befunden Köhlers (34) widersprechen, regten dazu an, auch dessen Versuche mit *Rhizopus* erneut aufzunehmen. Köhler stellt bei ihm in bezug auf das Verhalten der Sporangien zwei Tatsachen fest, erstens, daß Reproduktion aus dem Köpfchen nur in einem bestimmten Stadium — Köpfchen mit Kolumella, aber ohne Sporendifferenzierung — möglich ist, und zweitens, daß diese auch in Flüssigkeit die Neigung haben, Sporangienträger an die Luft zu entsenden. „Das Bestreben, über die Oberfläche herauszuwachsen, tritt besonders deutlich hervor, wenn auch die Seite des Sporangiums Hyphen treibt, die der Oberfläche des Nährtropfens abgewandt ist: die Hyphen wachsen erst ein Stück um das Sporangium herum und dann, sobald es ihnen möglich ist, direkt aus dem Substrat heraus“ (S. 223).

Die Frage war demnach vor allem, ob bei *Rhizopus* ein prinzipiell anderes Verhalten vorliegt als bei *Phycomyces*, d. h. eine so starke Tendenz zur Bildung von Sporangien aus dem Köpfchen, daß auch in Flüssigkeit kein Mycel erzeugt wird, sondern die Träger selbst submers angelegt werden.

Viele junge Köpfchen ohne Kolumella wurden mit ihrem Träger abgeschnitten und dann teils schwimmend, teils untergetaucht in Nährsalzlösung gehalten, die sich in kleinen Kulturschälchen befand. Diese Abänderung der Versuchsanordnung, Verwendung größerer Flüssigkeitsmengen statt der Hängetropfen, wurde mit Absicht getroffen, weil in dem leicht seine Lage ändernden Tropfen ein darin befindliches größeres Objekt bald nahe an die Oberfläche kommt, bald tiefer bedeckt wird. Die untergetauchten Sporangien gingen zu etwa 50 % zugrunde; die andere Hälfte aber entwickelte Mycel aus dem Köpfchen. In einigen Fällen entsprang auch aus dem Träger Mycel. Ebenso erzeugten die auf der Lösung schwimmenden Sporangien ausnahmslos Mycel. Trotz zahlreicher Versuche wollte es nicht gelingen, aus schwimmenden Köpfchen Träger zu erhalten. Wahrscheinlich waren sie durch die Vorbehandlung allseitig benetzt und wurden dadurch zur Mycelbildung angeregt. Die zarten Stolonen plus Sporangienträger waren nämlich mit einer Pinzette dem Kulturgefäß entnommen und auf einen Objektträger getan worden. Um eine Schädigung durch zu starke Transpiration zu vermeiden, wurden hier die Träger unter Wasser abgeschnitten

und die geeigneten Stadien auf das Versuchsgefäß mit Flüssigkeit übertragen. Um die Benetzung zu umgehen, wurde nun ein Flöckchen Stolonen mit Sporangienträgern direkt vom Kulturboden in die Versuchsflüssigkeit gebracht. Das Ergebnis zeigte den erhofften Erfolg. Aus zwei Köpfchen, die an der Oberfläche lagen, entsprangen je drei Träger, ein anderes wies zwei Träger und einen Stolo auf, der sich im Bogen über die Flüssigkeit erhob und, in einiger Entfernung von seiner Ursprungsstelle wieder eintauchend, ein Rhizoidenbüschel erzeugte, an dem zwei Träger und ein neuer Stolo entsprangen. In zwei Fällen entsproßten Sporangien dem Träger dicht unterhalb des Köpfchens. Einige untergetauchte Köpfchen waren mycelial ausgewachsen, doch war der Prozentsatz viel geringer als bei den Trägern, die von den Stolonen abgeschnitten worden waren. Die meisten jungen Sporangien waren äußerlich unverändert, das Plasma aber war merkbar heller geworden. Dies mag wohl daran liegen, daß hier die Rhizoiden nicht entfernt worden waren, die dem Wachstum im Substrat angepaßt sind, darum energisch weiterwuchsen und den Trägern und Sporangien ihr Plasma entzogen.

*Rhizopus* verhält sich somit wie *Phycomyces*. Die jungen Sporangien — auch die ohne Kolumella — können zum Aussprossen gebracht werden, und zwar wird der Charakter des erzeugten Gebildes von dem umgebenden Medium bestimmt. Allerdings wurde nie bei Sporangien mit Kolumella ein Aussprossen beobachtet; entweder bildeten sich Sporen, oder die Köpfchen platzten und gingen zugrunde. So muß die Möglichkeit zugegeben werden, daß diese Stadien allein sich prinzipiell anders verhalten; wahrscheinlicher ist aber, daß Zufälligkeiten das Ergebnis Köhlers herbeiführten, um so mehr, da er überhaupt nur zweimal einen positiven Erfolg hatte.

Endlich wurde auch *Sporodinia grandis* auf ihr Verhalten geprüft. Ihre Sporangienträger degenerierten, ob man sie nun isoliert oder im Zusammenhang mit dem Mycel auf oder in Flüssigkeit brachte. Darum wurden die Bemühungen bald aufgegeben. Ausgeschlossen ist nicht, daß man unter geeigneteren Bedingungen hier doch auch ähnliche Erfolge erreicht, wie bei den beiden anderen Mucorineen.

Die Untersuchungen an *Phycomyces* und *Rhizopus* erstreckten sich nicht auf die Gesamtheit der bei den Mucorineen auftretenden Organe. So wurden die Geschlechtsorgane mit ihren Hilfsapparaten

nicht in Betracht gezogen. Auch bei diesen kann die begonnene oder vollendete Ausbildung in andere als die ursprüngliche Richtung lenken. Darauf deuten einige gelegentliche, in der Literatur über Mucorineen verstreut mitgeteilte Beobachtungen. Bei *Mucor* (4, S. 10) und *Rhizopus* (3, S. 252) kann sich aus den Suspensoren Mycel entwickeln; die Dornen an den Zygosporen von *Phycomyces* wachsen manchmal zu Lufthyphen aus oder bilden Sporangien (4). Was hier nur gelegentlich auftritt, ist bei einer anderen Mucorinee das normale Verhalten. Bei *Mortierella* nämlich entwickeln sich die Keimsporangien nur noch aus der Hülle der nie keimenden Zygospore (15, S. 273).

### NB. Reproduktionserscheinungen bei *Phycomyces*.

Im Anschluß an die Untersuchung über Entwicklungsänderungen bei den Zygomyceten seien noch einige Beobachtungen über Regenerationserscheinungen mitgeteilt. Die Literatur über diese ist recht umfangreich, sowohl was gelegentliche Bemerkungen als eigens darauf gerichtete Untersuchungen betrifft. Eine neuere Arbeit, die auch die ältere Literatur berücksichtigt, stammt von Köhler (34). Weitere Literaturhinweise finden sich bei Küster: Patholog. Pflanzenanatomie, 2. Aufl., 1916. Im folgenden soll auf die Literatur nur soweit eingegangen werden, als sie die Mucorineen betrifft, und ferner sollen nur die Punkte herausgehoben werden, die auf Grund neuer Beobachtungen ergänzt oder berichtigt werden können.

Schon bei den älteren Forschern (47, S. 21; 6, I, S. 19) finden sich Hinweise, daß verletzte Sporangienträger Seitenzweige mit Sporangien erzeugen, und fast jede spätere Arbeit bringt weitere Belege dafür. In diesem Falle handelt es sich nicht um Restitution, d. h. um unmittelbaren Ersatz der verloren gegangenen Teile; denn für ein abgeschnittenes Köpfchen wird nicht ein neues terminales Köpfchen allein wiedergebildet, sondern ein kleines, vollständiges Sporangium mit Träger und Köpfchen erzeugt. Somit besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen diesen „regenerierten“ Sporangien und den seitlichen Verzweigungen normal unverzweigter Sporangienträger, wenn wir den Nachdruck auf den geschaffenen morphologischen Zustand und nicht auf den auslösenden Reiz legen.

Solche abnorme Verzweigung beobachtete schon Brefeld (6, I, S. 18) an *Mucor* bei verschiedenen Anlässen, Errera (13, S. 564) an *Phycomyces* in besonders feuchten Kulturen oder bei Bloßlegung

der Kolumella. Lendner (36) bildet abnorme, d. h. verzweigte Wuchsformen von *Mucor Mucedo*, *Rhizopus* und *Pilobolus* ab, ohne aber die Ursachen dieser Bildungen anzugeben.

Für solche Reproduktion von Seitenzweigen ohne Verletzung des Hauptträgers bieten auch die vorstehenden Untersuchungen an *Phycomyces* manche Beispiele. Wurden nur die Spitzen der Sporangienträger in Flüssigkeit getaucht, so entwickelten sich dicht unter dem Köpfchen Fortsätze. Wurden diese unter Wasser angelegt, so konnten sie Sporangien erzeugen, wenn sie nach negativ geotropischer Krümmung durch den Wasserspiegel hindurch an die Luft gelangt waren; oder wenn nur eben das Köpfchen eintauchte, so wurden sie von vornherein an der Luft angelegt. Auch wenn das junge Sporangium in Gelatine gehüllt wurde, konnten unterhalb des Gelatinetropfens Seitenzweige entspringen. Gerade dieser letzte Fall, aber auch die eintauchenden Stad. 3 zeigen, daß die Differenzierung des zuerst angelegten Sporangiums ruhig weitergehen kann und doch Seitenträger auftreten können. Dadurch lernen wir nachträglich die Fälle verstehen, wo beim Untertauchen von Stad. 2b, manchmal auch von 3 und 2a, die Köpfchen degenerierten und unterhalb einer Querwand seitliche Fortsätze auftraten. Da die Kulturen nur in größeren Zeitabschnitten kontrolliert wurden, war nicht klar, ob die Differenzierung unterblieben war, weil die Fortsätze gebildet wurden, oder ob diese angelegt wurden, als der unversehrte Trägerteil vom degenerierten Köpfchen sich durch eine Querwand abgegliedert hatte. Da nun die Bildung von Seitenzweigen gar wohl mit fortschreitender Differenzierung des erstgebildeten Sporangiums vereinbart ist, kann die Degeneration des Köpfchens in den fraglichen Fällen nicht als die Folge der Verzweigung betrachtet werden. Erfolgte in Stad. 2a aus dem Köpfchen heraus reproduktive Tätigkeit, ganz gleich ob Träger- oder Mycelbildung, so fehlten die Seitenzweige. Und so kann man wohl annehmen, daß diese angelegt werden, wenn das Längenwachstum des Hauptträgers unterbleibt, was entweder bei Degeneration des Köpfchens oder bei Unterdrückung der zweiten Streckungsperiode durch das Untertauchen geschieht.

Auch durch vorübergehende Reize, nicht nur durch Änderung der äußeren Kulturbedingungen, kann der Träger zur Reproduktion von Seitenzweigen angeregt werden. Köpfchen verschiedenen Alters wurden mit feuchtem Höllenstein betupft. Stad. 1 und 2a starben bei dieser Behandlung in den oberen Teilen ab und erzeugten weiter

unten seitliche Träger. Hier ist es klar, daß der Erfolg auf die Spitzendegeneration zurückzuführen ist. Anders aber lagen die Verhältnisse bei den Stad. 3 und 4a, die keine nachweisbare Schädigung des Köpfcheninhalts erkennen ließen, vielmehr die Sporen normal ausbildeten, aber die weitere Streckung des Trägers einstellten und Seitenzweige erzeugten. Die Vermutung lag nahe, daß der Berührungsreiz allein schon das Ergebnis bedingt habe. Dies bestätigte sich; denn wenn man das Köpfchenende im Stad. 4a mit rauhem Papier dreimal leicht überstrich, so hatte das denselben Erfolg wie das Betupfen mit Höllenstein. Daß Kontaktreize die Wachstumsgeschwindigkeit beeinflussen können, war schon bekann (51), hier haben wir eine völlige Hemmung. Damit hätten wir eine neue Stütze für die Annahme, daß in den Fällen, wo die nachträgliche Streckung der primären Träger unterbleibt und Seitenträger reproduziert werden, jenes das Primäre und dies die Folgeerscheinung ist. Verständlich ist dies insofern, als ja die ungestreckten Träger noch wachstumsfähig sind und außerdem eben für die rasche Streckung einen reichen Plasmavorrat besitzen.

Die Anlage von Seitenzweigen ist aber nicht, wie man nach den bisherigen Versuchen denken könnte, nur im Bereich der Wachstumszone möglich. Diese ist, wie Errera (36) nachwies, auf den obersten Trägerteil beschränkt und erstreckt sich auf 0,2 bis 0,5, selten auf 1 mm. Schnürt man den Träger in 5 und mehr Millimeter Abstand vom Köpfchen ein, so entspringen unterhalb der Quetschungsstelle ein oder auch zwei Fortsätze mit Köpfchen. Dasselbe geschieht, wenn man den Träger knickt und mittels einer losen Fadenschlinge in dieser Lage festhält. Sicher entsteht an diesen Stellen erschwerter Passage eine Plasmastauung, die wahrscheinlich der Anreiz zur Verzweigung wird.

Errera, der die Anlage von Seitenzweigen nur in der Wachstumszone beobachtete, meinte, daß diese allein gewissermaßen in meristematischem Zustande sei. Dies trifft nach den zuletzt mitgeteilten Versuchen nicht zu. Bei diesen ist der Ort der Reproduktion durch die Versuchsanordnung bestimmt. Wie steht es damit bei anderer Behandlung? Ist auch da ein bestimmter Ort für die Anlage von Seitenzweigen bevorzugt, und läßt sich die dabei etwa zutage tretende Gesetzmäßigkeit auf eine bekannte innere Ursache zurückführen?

Wird die Spitze abgeschnitten oder sonstwie zum Absterben gebracht, so treten die Seitenzweige immer kurz unter der Wund-

stelle auf. Man könnte an eine Wirkung des Wundreizes denken, aber diese Annahme ist nicht haltbar, da abgeschnittene, lebensfähige Spitzen sich meist am oberen Ende weiterentwickeln und an der Schnittstelle nur eine Wundmembran bilden. Wahrscheinlicher ist schon, daß an den oberen Stellen eine Anreicherung von Plasma stattfindet, da ja in den unverletzten Trägern eine vorwiegend apikal gerichtete Strömung herrscht. Wenn nun Verletzungen die Plasmaströmung auch benachteiligen (44), so fragt es sich doch, ob diese sofort sistiert wird. Und endlich besteht noch die Möglichkeit, daß die jeweils jüngsten Membranteile am leichtesten zum Auswachsen neigen. Da das Wachstum, wie erwähnt, nur immer dicht unter dem Köpfchen erfolgt, so ist das jeweils oberste Stück das jüngste. Demgegenüber wäre einzuwenden, daß ja die Wundmembran der allerjüngste Wandteil ist und demnach am allerehesten auswachsen müßte. Tatsächlich wurde in mehreren Fällen, sowohl an der Luft als in Flüssigkeit, die Querwand als Ursprungsstelle des Zuwachses festgestellt; in der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber entsprangen die Seitenzweige aus der Trägerwand (Abb. 6). Ob dies an qualitativen Unterschieden oder daran liegt, daß die ersten Schritte zur Reproduktion schon getan werden, wenn die Querwand noch nicht definitiv gebildet ist? Zur Wundhautbildung braucht es nämlich geraumer Zeit. In einigen Fällen wurde das Tempo der Membranbildung bei jungen Sporangienträgern gemessen. Nach 6 und auch nach 9 Stunden ließ sich der Plasmapfropf, der die Wundstelle verschloß, noch mit warmer Kalilauge weglösen, und erst nach 24 Stunden war auf diesem Wege eine Membran nachweisbar.

Abb. 6. *Phycomyces nitens.* Reproduktionserscheinungen an gekürzten Trägern. Vergr. 25.
Bei *b* die Wundmembran ausnahmsweise um den ausgequollenen Plasmaballen gebildet.

Wenn somit das Auftreten der reproduzierten Sporangien am oberen Trägerende auch nicht völlig eindeutig in seinen Kausalzusammenhängen erfaßt ist, so ist die Tatsache doch nicht verwunderlich, da auch normalerweise die Sporangien am Trägerende gebildet werden und außerdem in den dargelegten Fällen der Ort

durch die Art des Eingriffs irgendwie markiert wurde. Dagegen waren die Reproduktionserscheinungen an isolierten Mittelstücken bemerkenswert. Es fiel auf, daß an Trägerstücken, die beiderseits aus ihrem natürlichen Verband gelöst wurden, stets nur an einem Ende die Neubildung auftrat. Ob dieses Ende einer inneren Gesetzmäßigkeit zufolge immer dieselbe relative Lage im unverletzten Träger einnahm oder ob es durch die Versuchsanordnung zum Auswachsen bestimmt wurde, verdiente eine genauere Feststellung. Denn ließ sich überhaupt eine Gesetzmäßigkeit in dieser oder in jener Richtung feststellen, so war diese auf jeden Fall bemerkenswert und erweiterte unsere Einsicht in die ortsbestimmenden Faktoren.

Im Anfang wurde die Spitze entfernt und dann nach einigen Stunden, wenn ein provisorischer Wundverschluß angenommen werden konnte, auch die Verbindung mit dem basalen Trägerteil gelöst. Das nunmehr isolierte Mittelstück wurde auf feuchtes Fließpapier gelegt. Entweder wurde das Regenerationsgeschehen abgewartet oder das Trägerstück nach einiger Zeit auf oder in eine Flüssigkeit gebracht. Stets traten bei dieser Behandlung nur am oberen Ende Neubildungen auf. Die Vermutung lag nahe, daß an der apikalen Schnittstelle die Vorbereitungen zum Reproduzieren schon eingesetzt hatten, als die untere Trennung erst vollzogen wurde, daß also der zeitliche Unterschied der Reizung dem oberen Ende einen Vorsprung vor dem unteren gab. Darum wurde die Reihenfolge der Schnitte umgekehrt. Ein Träger wurde in der Nähe der Basis abgeschnitten und auf feuchtes Fließpapier gelegt. Nach längerer Zeit wurde die Spitze entfernt. Das Ergebnis war das gleiche: nur das obere Ende wuchs aus. Endlich wurden ohne anderen Erfolg beide Enden gleichzeitig losgelöst, indem zwei in einiger Entfernung voneinander angebrachte Fadenschlingen ein mittleres Trägerstück abquetschten, das dann nachträglich durch Abschneiden völlig isoliert wurde. Die Vorsicht mit dem Abbinden erwies sich später als überflüssig. Nahm man nur ein genügend langes Stück, ca. 1 cm, und brachte es nach dem Herausschneiden erst auf Fließpapier oder Gelatine, so war nicht zu befürchten, daß das Plasma auslief oder von beiden Wundstellen her gänzlich degenerierte.

Lagen die Trägerstücke an Luft, so erzeugten sie Sporangien, untergetaucht bildeten sie Mycel. Fraglich war, wie sie sich verhalten würden, wenn man an beiden Enden verschiedene Bedingungen

auf sie wirken ließ. Um das zu erreichen, wurden sie in die schon früher beschriebenen Kapillaren gesteckt, so daß sie mit dem einen Ende in Flüssigkeit, mit dem anderen in die Luft ragten. Waren die Stücke normal orientiert, so entsprang dem oberen, apikalen Ende ein Sporangienträger. Bei inverser Lage bildete sich in der Flüssigkeit, also auch wieder am apikalen Ende, ein Mycel, und dicht darüber, über dem Flüssigkeitsspiegel, entsprang häufig ein Sporangienträger, der sich negativ geotropisch nach oben wandte. Gewissermaßen reagiert also der in die Luft ragende Teil als Einheit für sich, die dem allgemeinen Verhalten folgt, d. h. am apikalen Ende reproduziert.

Dieses Eintauchen umgekehrt orientierter Mittelstücke entspricht den Versuchen, bei denen nur die Spitzen unverletzter Träger in Flüssigkeit ragten. Das Verhalten ist aber insofern verschieden, als im letzteren Fall zwar auch in der Flüssigkeit Mycel erzeugt wird, die Bildung von Trägern über dem Wasserspiegel aber unterbleibt. Sollte diese abweichende Reaktion etwa darauf beruhen, daß bei den unversehrten Trägern die Wachstumszone erhalten ist und diese vielleicht eine so starke Wachstumstendenz hat, daß der Bildungsreiz der Grenzfläche von Wasser und Luft dagegen zu schwach ist?

Als Tatsache muß also festgehalten werden, daß isolierte Mittelstücke ein ausgeprägt polares Verhalten an den Tag legen, indem sie unter ganz verschiedenen Versuchsbedingungen immer nur am apikalen Ende auswachsen. Es fragt sich, ob dabei die gleichen Faktoren im Spiele sind, die bei enthaupteten Sporangien die Anlage neuer Träger am oberen Ende des Trägerstumpfes bedingen. Von den beiden dort als möglich angenommenen Ursachen kommt eine spitzenwärts gerichtete Plasmaströmung hier kaum in Frage. Denn da Verletzungen die Plasmabewegung ja beeinträchtigen sollen (44), wird die hemmende Wirkung besonders groß sein, wenn zwei Wundstellen in geringer Entfernung voneinander liegen. Außerdem fällt auch der Nachschub vom Mycel her weg, der vielleicht dem Einfluß einer Verletzung eine Weile entgegenwirken könnte. Der andere Faktor, nämlich Altersunterschiede der Membran, ist natürlich auch an kürzeren, isolierten Stücken gegeben. Ob er wirklich ortsbestimmende Kraft hat, läßt sich freilich nicht mit Sicherheit sagen, und wir müssen die Möglichkeit offen lassen, daß irgendwelche anderen Faktoren mit oder allein wirksam sind. Wir bescheiden uns darum mit der Feststellung,

daß eine Eigenschaft, die wir nur beschreibend, nicht erklärend als Polarität bezeichnen, das Reproduktionsgeschehen an den Trägern von *Phycomyces* lenkt.

Nicht so ausschließlich wie an den geköpften Trägern und den isolierten Mittelstücken tritt die Polarität an abgeschnittenen Spitzenstücken auf. Welche Möglichkeiten da gegeben sind, lehrt die Darstellung in folgender Tabelle.

Ort und Art der reproduzierten Teile.

| Spitzenstücke | reproduzieren nur am oberen Ende | | | reproduzieren an beiden Enden | | | reproduzieren nur am basalen Ende | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1. Mycel | 2. Sporangium | 3. beides | 1. Gleichartiges nur Mycel | 1. Gleichartiges Sporangium | 2. Ungleichartiges | 1. Mycel | 2. Sporangium | 3. beides |
| Stad. 1 . . . | 3 | 21 | 1 | 3 | 1 | 2 | 1 | 1 | — |
| Stad. 2a . . . | 1 | 7 | 2 | — | — | — | 1 | — | — |
| Stad. 3 . . . | 1 | 2 | — | — | — | — | 2 | 1 | — |
| Mittelstücke | 3 | 22 | 1 | — | 1 | — | — | — | — |

Zu den Versuchen über Reproduktionserscheinungen waren bisher junge, kräftige Träger verwendet worden. Bei den höheren Pflanzen beobachtet man vielfach eine Abnahme der Regenerationsfähigkeit mit zunehmendem Alter, die man auf die fortschreitende Differenzierung der Gewebe zurückführt. Auch von Thallophyten ist Entsprechendes bekannt. Gräntz (21, S. 28) stellte fest, daß der Hut von *Coprinus* nur regeneriert wird, wenn die noch unreife Hutanlage abgeschnitten wird. Von einer Gewebedifferenzierung kann nun freilich bei den einzelligen Mucorineen nicht die Rede sein. Aber der Träger mit dem Sporangium stellt doch ein distinktes, geschlossenes (im Sinne Drieschs) Gebilde dar; und es ist darum nicht ausgeschlossen, daß mit zunehmendem Alter das Plasma die Fähigkeit verlöre, auf Verletzungen und die anderen bekannten Reize hin mit Neubildungen zu reagieren. Außerdem besteht noch eine andere Möglichkeit. Brefeld (6, I, S. 18) sagt: „Während fast zweijähriger Beschäftigung mit Mucorineen habe ich mich stets davon überzeugen können, daß der Fruchtträger für Sporenbildung befähigtes, vielleicht bei der ersten Bildung eines Sporangiums infolge zufälliger Umstände nicht ganz verwendetes

Protoplasma in oft sehr kleinen Sporangien eines kurzen Seitenzweiges zur Verwendung bringt.“ Fast klingt es, als ob Brefeld hierbei an bestimmt qualifiziertes Plasma gedacht habe. Für die Existenz eines solchen besonderen Keimplasmas lassen sich aber hier, wie überhaupt auf botanischem Gebiet (s. Pfeffer, 39, I, 49), keine zwingenden Beweisgründe erbringen. Aber auch ohne eine solche Annahme wäre denkbar — biologisch auf jeden Fall recht verständlich —, daß der alternde und nach der Sporenentleerung bald absterbende Träger nur eben noch so viel Plasma enthielte, wie zur Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen erforderlich ist. Das Ausbleiben der Regeneration im Alter wäre in diesem Falle nicht durch Qualitätsänderungen, sondern durch Quantitätsverhältnisse bedingt.

Ehe wir in eine Erörterung dieser Deutungsmöglichkeiten eintreten können, müssen wir uns über die Reproduktionsfähigkeit in den verschiedenen Altersstadien von *Phycomyces* erst Aufschluß verschaffen. Träger, deren Köpfchen schon zerflossen waren, die aber noch aufrecht und turgeszent standen, zeigten auch nach Tagen keine reproduzierten Sporangien, wenn man sie um ein Stück kürzte. Sie waren bis weit herab kollabiert, häufig auch geknickt und umgesunken. Entfernte man im Stad. 4b das dunkle Köpfchen, so konnte sich der Träger verschieden verhalten. Meist wurde nur die Wunde geschlossen; oft entsprangen aber dem oberen Ende auch feine, kurze Fortsätze, von denen aber nur selten der eine oder der andere — und meist erst nach 2 Tagen — ein kleines Sporangium bildete.

Etwas anders wird das Ergebnis, wenn man die Sporangienträger nicht köpft, sondern in Stücke geschnitten auf feuchtem Fließpapier liegen läßt. Da erzeugt nicht nur jedes Teilstück von Stad. 4b ein neues Sporangium, sondern auch im Stad. 5 können, wenn auch vereinzelt, kurze, dünne Fortsätze und sogar kleine Sporangien gebildet werden. Das Reproduzieren geht demnach nicht völlig mit dem Alter verloren, sondern erfolgt nur immer langsamer und in geringerem Maße. Ferner erfahren wir, daß das Ausbleiben der Reproduktion noch kein Unvermögen dazu bedeutet, da ja unter geeigneten Versuchsbedingungen doch Sporangienbildung erreicht werden kann. Wahrscheinlich erklärt sich das Verhalten der alten, reproduzierenden Träger daraus, daß diese am Ende der Streckungsperiode nur noch in loser innerer Verbindung mit dem Mycel stehen und die bedeutende Turgorsenkung, die

der Verletzung folgt, nicht mehr durch genügende Wasserzufuhr ausgleichen können.

Stad. 4 und 5 unterscheiden sich so von den jüngeren Stadien durch eine leicht in die Augen fallende bedeutend geringere Reproduktionstätigkeit. Fraglich war nun, ob auch zwischen den Stadien 1—3 merkbare Unterschiede bestünden. Bei van Tieghem (47, S. 21) findet sich nämlich die Bemerkung, daß die reproduzierten Köpfchen um so kleiner seien, je größer der Plasmaverlust sei. Entfernt man ein Köpfchen im Stad. 3, so wird der Gesamtanlage sicher bedeutend mehr Plasma entzogen, als wenn man im Stad. 1 nur eben die oberste Spitze abschneidet. Macht sich das nun im Verhalten geltend?

Zu den Versuchen wurden immer je zwei etwa gleich lange und gleich kräftige Träger der fraglichen Stadien desselben Kulturgefäßes gewählt, um die äußeren Bedingungen möglichst gleichmäßig gestalten zu können. Beachtet wurde die Zahl und die Länge der Fortsätze und die Größe der reproduzierten Köpfchen im zweiten Streckungszustand ihrer Träger. Die Messungen ergaben keine Proportion zwischen zunehmendem Plasmaverlust und vermindertem Reproduktionsgeschehen. Denn einigen Fällen, die dafür zu sprechen schienen, standen andere mit gerade entgegengesetztem Verhalten gegenüber. Dies wird verständlich, wenn man annimmt, daß nicht alles im Träger zur Reproduktion verfügbare Plasma tatsächlich in Wirksamkeit tritt. Darauf deuten schon die Versuche mit zerschnittenen jungen Trägern, deren Teilstücke Sporangien erzeugen, die denen reduzierter Träger an Größe nicht nachstehen. Das geht ferner daraus hervor, daß man ein Regenerat entfernen kann und dadurch dasselbe Objekt ein zweites, unter Umständen sogar ein drittes Mal zum Reproduzieren anregen kann. Wir müssen danach schließen, daß auch im Stad. 3 nach Entfernung des Köpfchens noch so reichlich Plasma im Träger vorhanden ist, um maximales Reproduzieren zu gestatten. Im Stad. 4 erst wird das anders. Erstens wird hier das Plasma mehr und mehr zur Streckung des Trägers verwendet, und dann verteilt es sich in dem längeren Träger auf einen viel größeren Raum, so daß relativ und absolut der Plasmagehalt des Trägers herabgesetzt wird. Wir bedürfen also gar nicht der Annahme einer abnehmenden Wirkungskraft des alternden Trägerplasmas, sondern können die geringere Reproduktionsfähigkeit der späteren Stadien auf die verminderte Plasmamenge zurückführen.

## B. Oomyceten.

### I. *Saprolegnia.*

Stärker noch als durch den Wunsch, die andere Unterklasse der Phycomyceten auf ihre Fähigkeit zu Entwicklungsänderungen zu prüfen, war die Wahl von *Saprolegnia* durch den Umstand bestimmt, daß es bei dieser Gattung möglich ist, auch die Fortschritte der inneren Differenzierung der Sporangien fortlaufend zu beobachten. Günstig ist hierfür nicht nur die Durchsichtigkeit der Membran, sondern auch das submerse Wachstum des Objektes. Dazu kommt eine vorteilhafte Größe: gering genug, um die mikroskopische Beobachtung auch mit stärkeren Linsensystemen zuzulassen, andererseits hinreichend ausgedehnt, um ohne große technische Schwierigkeit allerlei mechanische Eingriffe, wie Zerschneiden, Ausquetschen usw., zu gestatten. Ein weiterer Vorteil des submersen Wachstums liegt darin, daß die Wirkungsweise verschiedener Quanten desselben Stoffes untersucht und doch die Konstanz der allgemeinen Wachstumsbedingungen gewahrt werden kann. Überdies besitzen wir von Klebs (27) eine eingehende Untersuchung über die Fortpflanzungsbedingungen von *Saprolegnia mixta,* die die Anregung zu verschiedenen anderen ähnlichen Studien gab. Diese Arbeiten (24, 38, 23) berichten von gelegentlich beobachteten Entwicklungsänderungen — in unserm enger gefaßten Sinn —, sind aber für die vorliegende Untersuchung besonders deshalb wertvoll, weil die Kenntnis der Fortpflanzungsbedingungen uns methodische Winke geben kann. Vielleicht lassen sich nämlich Entwicklungsänderungen erzielen, wenn man die Faktoren, die eine Anlage bestimmter Organe nicht gestatten, auf die schon in Ausbildung begriffenen betreffenden Gebilde einwirken läßt. Dieser Hoffnung liegt die vorläufig unerwiesene Annahme zugrunde, daß der Differenzierungsprozeß von einer bestimmten Konstellation äußerer Bedingungen nicht nur eingeleitet, sondern auch weiterhin unterhalten und geleitet wird. Somit werden die Ergebnisse der Versuche uns nicht bloß Aufschluß geben, wieweit Entwicklungsänderungen bei *Saprolegnia* möglich sind, sondern auch darüber, wie die Gestaltungsvorgänge fortlaufend von äußeren und inneren Bedingungen bestimmt werden. Im Unterschied zur Arbeit von Klebs u. a. kommt es also im folgenden nicht darauf an, eine große Anzahl von Stoffen auf ihre organbildende Wirksamkeit hin zu prüfen,

sondern die Aufmerksamkeit ist auf das Verhalten der verschiedenen Stadien und deren weitere Entwicklung unter bestimmten Bedingungen gelenkt.

Als Versuchsobjekt wurde zuerst wegen ihrer schönen großen Zoosporangien *Saprolegnia monoïca* gewählt, die in vielen Tümpeln und Gräben der Elsteraue bei Schkeuditz anzutreffen war. Die Methode, artreine, bakterienfreie Kulturen zu erhalten, ist mehrfach ausführlich dargestellt worden (s. bes. 24), so daß eine Beschreibung nicht nötig erscheint. Die Versuchspflanzen wurden auf Fliegenbeinen herangezogen. Wiesen diese einen Kranz sporangientragender Hyphen auf, so wurden sie in Stücke geschnitten, und man erhielt so eine kleine Anzahl von Sporangien, die noch in Verbindung mit den Substrathyphen standen. Dies war für manche Zwecke unbedingtes Erfordernis. Außerdem bot das geschilderte Verfahren den Vorteil, daß stets nur eine kleine Anzahl leicht wiederzuerkennender Sporangien sich im Präparat befand und daß dieses nicht durch zu stark aus einer großen Schnittfläche herausquellende, zersetzte Eiweißstoffe verunreinigt wurde. Kam es dagegen auf die Gewinnung einer großen Menge von Sporangien an, die von ihren Tragfäden isoliert zur Verwendung kamen, so wurden ganze Fliegen und Ameisenpuppen infiziert.

Für die Untersuchung über das Verhalten der Oogonien war die anfangs benutzte *Saprolegnia monoïca* weniger geeignet, da sie trotz mancher Bemühungen spärlicher und unregelmäßiger Oogonien bildete, als im Interesse ständig vorrätigen Versuchsmaterials wünschenswert war. Darum wurde *Saprolegnia torulosa* in Kultur genommen, die sich im Warmhausbecken des Leipziger botanischen Instituts fand. Diese Art hat zwar bedeutend feinere Hyphen als *Saprolegnia monoïca* und bildet auch nicht so große Zoosporangien, entschädigte aber durch eine sehr rasche, außerordentlich reichliche Oogonienbildung.

Soweit nichts anderes vermerkt wird, wurden die Versuche im Hängetropfen in kleinen, feuchten Glaskammern angestellt.

## 1. Verhalten der Zoosporangien.

Schon in älteren Arbeiten über *Saprolegnia* finden sich gelegentlich Hinweise auf ein abnormes Verhalten der Zoosporangien. So sagt De Bary, 1881, I, S. 318: „Es ist hiermit zugegeben, daß, wie bei Propagationserscheinungen niederer Pflanzen so häufig,

Fälle unvollkommener Ausbildung vorkommen können, meist hervorgerufen durch Störungen der typischen Entwicklung, vielfach künstlich z. B. bei Kultur unter dem Deckglas zu provozieren, je nach der Spezies leichter oder schwieriger. So die Unterdrückung der Schwärmsporenbildung überhaupt, das direkte Auswachsen der typisch Schwärmsporen bildenden Zellen zu einem Keimschlauch — — —. Sowohl das zweite als auch das erste Schwärmstadium können aber auch ausbleiben — —." Und schon 1850 findet sich bei Thuret (45) eine Abbildung von im Sporangium gekeimten Zoosporen. Klebs stellt in seiner schon erwähnten Arbeit die einzelnen Stufen der Hemmungsmöglichkeiten zusammen. Gleichzeitig gibt er verschiedene Kulturbedingungen an, die die Entwicklung immer nur bis zu einem gewissen Stadium gestatten. Ein wirksamer Faktor ist die steigende Konzentration der Nährstoffe. Außerdem lernen wir verschiedene Kulturbedingungen kennen, unter denen die Zoosporenbildung überhaupt nicht möglich ist. Für uns handelt es sich darum, ob Sporangien, die unter günstigen, eine normale Entwicklung bis zum Ende gestattenden Bedingungen angelegt sind, im Laufe dieses Bildungsganges noch so beeinflußt werden können, daß sie eine andere Entwicklungsrichtung einschlagen. Dazu ist die Wirkung verschiedener Konzentrationsgrade auf ein bestimmtes Stadium und das Verhalten verschiedener Stadien bei Einwirkung einer bestimmten Konzentration zu prüfen. Dabei muß sich unter anderem herausstellen, ob die Stoffe, besser allgemeiner gesagt die Faktoren, die die Anlage von Sporangien nicht gestatten, auch schon eingeleitete Differenzierungsprozesse aufhalten.

Da die Sporen auf jeder Stufe ihrer Ausbildung zum Auskeimen gebracht werden können, so ist das direkte Auswachsen der Sporangienzellen eigentlich nichts anderes, als eine besonders starke Abkürzung der Sporenentwicklung. Wir führen mit unseren Begriffen künstlich eine scharfe Trennung in diese allmählichen Übergänge ein, wenn wir nur in diesem letzten Fall von einer Entwicklungsänderung reden. Trotz dieser Bedenken soll aber die Scheidung in Entwicklungsänderung und in Entwicklungsverkürzung aufrecht erhalten werden, denn es erscheint doch als etwas anderes, wenn der Sporangieninhalt sich wie eine homogene Plasmamasse verhält und das Hyphenwachstum wieder aufnimmt, als wenn sich schon einzelne Plasmapartien individualisiert haben und wir darum von auskeimenden Sporen reden müssen. Ein ganz besonderes

Interesse wird das Stadium beginnender Sporendifferenzierung bieten, denn hier besteht am ehesten die Möglichkeit, eine Entdifferenzierung zu erreichen.

Am systematischsten wurde die Wirkung verschiedener Konzentrationen auf die einzelnen Stadien mit Fleischextrakt geprüft. Die Ergebnisse darüber sind in nachfolgender Tabelle niedergelegt. Dort wie auch weiterhin in der Darstellung sind für die einzelnen Stadien folgende kurze Bezeichnungen eingeführt:

Stad. 1: verdickte, keulenförmige Hyphenenden;
Stad. 2: junge Sporangien mit homogenem Inhalt, durch Querwand von der Hyphe abgegrenzt;
Stad. 3: Sporangien mit Zerklüftung des Plasmas in einzelne Sporen, aber noch mit zusammenhängendem Wandbelag;
Stad. 4: Sporangium mit völlig isolierten Sporen.

Wirkung von Fleischextrakt auf die Zoosporangien.

| | Entwicklung verläuft noch normal bei | Die typische Sporangienentwicklung unterbleibt bei | Bemerkungen |
|---|---|---|---|
| Anlage . . | 1/4 % | 1/2 % | Keine Anlagen mehr |
| Stad. 1 . . | 1/4 „ | 1/2 „ | vegetative Hyphen aus dem Sporangium |
| Stad. 2 . . | 3/4 „ | 1 „ | |
| Stad. 3 . . | 1 1/2 „ | 2 „ | Zoosporen werden nicht entleert |
| Stad. 4 . . | 1 1/2 „ | | |

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, daß die Konzentration von 1/2 %, die die Anlage von Zoosporangien nicht gestattet, auch das erste Entwicklungsstadium an weiterer Differenzierung hindert, auf die weiteren Stadien aber ohne Einfluß bleibt. Überhaupt sind immer höhere Konzentrationen nötig, die Entwicklung zu hemmen oder abzuändern, je weiter der Differenzierungsprozeß schon fortgeschritten ist. Dies wurde auch bei Verwendung anderer Stoffe festgestellt. So nimmt Stad. 1 bei 2 % Traubenzucker das Spitzenwachstum wieder auf, und nur eine leichte Anschwellung im Verlauf der Hyphe verrät später, daß schon einmal Anstalten zur Sporangienentwicklung getroffen worden waren. Stad. 2 dagegen differenziert sich noch in 2,5 % normal weiter

und wird erst durch 4—5 % zu vegetativem Auswachsen gezwungen (Abb. 7).

Ein Präparat zeigte nach Anwendung von 3 % Fleischextrakt bei der Kontrolle mehrere gekeimte Ballen im Sporangium, deren Größe die Vermutung nahelegte, daß sie mehreren Zoosporen entsprachen (Abb. 8). Wie diese zustande kommen, konnte nur ständige Beobachtung ermitteln. Da Stad. 2 schon bei 1 % Fleischextrakt keine weiteren Schritte zur Sporenbildung unternimmt, wurde ein Stad. 3 in 3 % Fleischextrakt gebracht. Im Moment der Isolierung lösten sich nicht wie bei normalem Verhalten die plasmatischen Verbindungen zwischen den einzelnen, die künftigen Sporen repräsentierenden Plasmaklümpchen annähernd gleichzeitig, sondern die Trennung erfolgte nur an einigen Stellen. Dadurch blieben immer mehrere „Sporen“ durch schmale Plasmabrücken miteinander verbunden. Diese Verbindungsstränge wurden kürzer und dicker und verschwanden bald ganz, so daß nun die Sporen dicht aneinander lagen. Noch hatten sie trotz der dichten Berührung ihre eigenen Begrenzungen bis auf die kleine Stelle, wo das Plamaband sich befunden hatte und wo nun die beiden Plasmaballen in offener Verbindung miteinander standen. Diese Stelle verbreiterte sich aber immer mehr, die Sporen verschmolzen von hier aus immer weiter, und bald verrieten nur einzelne Vorwölbungen der äußeren Konturen die Zusammensetzung aus mehreren Sporen. Auch diese wurden zumeist

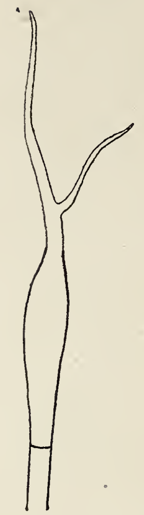


Abb. 7. *Saprolegnia monoïca.* Vegetativ ausgewachsenes Zoosporangium. Vergr. 130.

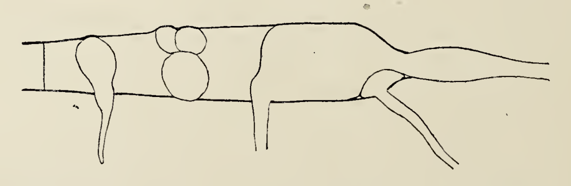


Abb. 8. *Saprolegnia monoïca.* Zoosporangium (Stad. 3) nach mehrstündigem Aufenthalt in 3 % Fleischextrakt. Vergr. 265.

noch ausgeglichen, indem der Ballen eine kugelige oder eine durch den geringen Sporangiendurchmesser bedingte längliche Gestalt annahm.

Bei dieser Verschmelzung geht nicht nur die morphologische Individualität der einzelnen Spore verloren. Der Komplex entsendet nicht so viel Hyphen, als Sporenanlagen in ihm aufgegangen sind, sondern nur deren eine oder zwei. Er verhält sich also wie irgend eine mehrkernige Plasmapartie des vegetativen Pilzkörpers oder wie der noch undifferenzierte Sporangieninhalt des Stad. 2, nicht aber wie die Summe einkerniger, je mit Keimungstendenz versehener Sporen. Darum stellt dieser Verschmelzungsvorgang eine gewisse Entdifferenzierung dar. Am klarsten wäre dies, wenn die Verschmelzung den ganzen Sporangieninhalt ergriffe, so daß am Ende statt des geklüfteten Stad. 3 das völlig ungegliederte Stad. 2 wieder vorläge.

Zu den Versuchen, die darauf abzielten, wurden Stoffe verwendet, die erwiesenermaßen Desorganisationserscheinungen in der Zelle hervorrufen (33). Vor allem ließ die starke vakuolenbildende Wirkung von Alkalien vermuten, daß man damit in ihnen ein Mittel an der Hand habe, die beginnende Differenzierung aufzuheben. Und zwar konnte dabei neben den chemischen Umsetzungen im Plasma auch die rein mechanische Wirkung der Vakuolisierung in Betracht kommen. Nach einigen Vorversuchen, die Ammoniak und Ammonkarbonat als nicht recht geeignet erscheinen ließen, wurde ausschließlich mit Koffeïn gearbeitet. Der Erfolg entsprach nicht ganz den Erwartungen. Niedere Konzentrationen — $^1/_8$ % — hatten keinen Einfluß auf die normale Weiterdifferenzierung. Bei $^1/_4$ % wurde die Entleerung der Zoosporen gehindert. Höhere Konzentrationen riefen eine starke Vakuolisierung des Plasmas hervor. Die Bewegung des Plasmas im Sporangium war in einigen Fällen so lebhaft, daß die Wand gesprengt wurde. Auch wenn der Vorgang nicht ganz so stürmisch verlief, verschwand die Klüftung. Sie trat aber meist wieder auf, wenn das Koffeïn ausgewaschen wurde. Vielleicht ist sie überhaupt nicht beseitigt, sondern nur weniger sichtbar gewesen. In einigen Fällen jedoch verschwand bei allmählicher Überführung in 1 % Koffeïn die Klüftung tatsächlich, denn sie trat nicht wieder in der alten Regelmäßigkeit auf, wenn das Koffeïn durch dünne Fleischextraktlösung ersetzt wurde. Vielmehr bildeten sich Komplexe, die mehr als eine Sporenanlage umfaßten. In einem anderen beobachteten Falle wurden bei Anwendung von 1 % Koffeïn auf Stad. 3 die Zoosporen doch noch entleert. Diese waren aber unregelmäßig gestaltet, teils länglich, teils rund mit unregelmäßigen Anhängen, und teilweise hingen mehrere

noch zusammen. An diesen traten außerhalb des Sporangiums genau dieselben Verschmelzungserscheinungen auf wie innerhalb desselben bei 3 % Fleischextrakt. Auch bei Behandlung mit Alkohol, und zwar bei Verwendung von 15 %, ließen sich größere, verschmolzene Ballen erhalten.

Da es demnach nicht gelungen ist, Stad. 3 in das homogene Stad. 2 zurückzuführen, können wir hier nur bedingt von einer Entdifferenzierung reden. Muß aber die Gestaltung der großen Ballen eine Wirkung der betreffenden Agentien sein? Vielleicht ist das Ergebnis das gleiche, wenn diese nur die Trennung der Plasmaverbindungen erschweren, so daß leicht einige bestehen bleiben. Da die Sporenanlagen noch keine starre Membran besitzen, könnte das Verschmelzen möglicherweise ein rein physikalischer Vorgang sein, einfach das Bestreben des sehr unregelmäßig gestalteten Plasmaklümpchens, in Kugelform überzugehen. Aber das Sporangium im Stad. 3 zeigt mit den in das Zellumen vorspringenden Sporenanlagen eine Anordnung des Plasmas, die sich nicht einfach aus den Gesetzen der Oberflächenspannung erklären läßt; wir müssen also in den künftigen Sporen schon gewisse gestaltbestimmende Kräfte annehmen. Diese könnten auch in den Sporenanlagen, die bei unvollkommener Isolierung noch mit anderen zusammenhängen, wirksam sein. Sie sind es aber nicht, wie das Verhalten der Anlagenkomplexe zeigt. Und darum kann man die Entdifferenzierung in der Beseitigung der formbestimmenden inneren Tendenzen sehen. Denn der Einwand, den man vielleicht erheben könnte, daß es sich in den beobachteten Fällen von Verschmelzung ja um die Wirkung höherer Konzentrationen handle und dadurch die Möglichkeit bestehen bleibe, daß die formgebenden Prozesse nicht beseitigt sind , sondern nur infolge des Drucks der Außenflüssigkeit nicht zur Wirksamkeit kommen, wird dadurch hinfällig, daß die Sporangien nach der Behandlung in Lösungen kommen, die die normale Ausbildung nicht beeinflussen. Ein weiteres Merkmal für eine tatsächlich erfolgte Umstimmung liegt in der schon früher erwähnten Tatsache, daß sich die Ballen beim Auskeimen wie eine Einheit verhalten.

Die bisherigen Eingriffe bestanden in der Anwendung von Stoffen, die vermöge ihrer Konzentration oder irgendwelcher spezifischen, stofflichen Wirkungen einen Einfluß auf die Ausbildung der Sporangien ausübten. Es erhob sich nun die Frage, ob sich irgend ein Erfolg erreichen ließe, wenn man die der Sporendifferenzierung

günstigen Außenfaktoren nicht änderte, aber das Sporangium in andere Beziehung zu ihnen setzte. Ermöglicht wurde dies, indem man den Sporangieninhalt durch das Zerschneiden des Sporangiums ihren Einwirkungen unmittelbar unterwarf. Quoll das Plasma nicht von allein heraus, so wurde durch einen sanften Nadeldruck nachgeholfen.

Ließ man das Plasma von Stad. 2 auf diese Weise in Wasser austreten, so floß es entweder sofort breit auseinander, oder wenn es in Ballen ausquoll, nahmen diese durch Wasseraufnahme rasch an Umfang zu und platzten bald. Nur in einigen Fällen hatten sich die Ballen nach einiger Zeit mit einer Membran umgeben. Das Plasma darin war aber degeneriert. Ein gleiches Verhalten zeigte sich in 1/4 % Fleischextrakt und manchmal auch in höheren Konzentrationen davon, sowie verschiedentlich bei Anwendung anderer Stoffe. Mehrfach aber, so in 1/2 % Fleischextrakt und 1 % Rohrzucker, erwiesen sich die umhäuteten Ballen als lebensfähig. Sie entwickelten eine oder mehrere Hyphen in die Nährlösung (Abb. 9).

Abb. 9. *Saprolegnia monoïca.* Der aus einem in 1 % Rohrzucker zerschnittenen Zoosporangium (Stad. 2) ausgetretene Plasmaballen hat sich umhäutet und hat eine Hyphe erzeugt. Vergr. 130.

Wurde Stad. 3 zerschnitten, so quoll je nach dem Grad, den die Sporendifferenzierung schon erreicht hatte, entweder eine dicke Plasmawurst heraus, deren unregelmäßige Konturen in den zahlreichen flachbuckeligen Hervorragungen die Zusammensetzung aus einzelnen Sporenanlagen andeuteten, oder die Sporen waren beim Herausquellen schon deutlicher individualisiert und hingen nur durch feine Plasmastränge miteinander zusammen. In beiden Fällen setzte in diesen Plasmamassen während oder bald nach der Entleerung eine langsame, wackelnde Ortsbewegung ein. Die Sporenanlagen rückten dabei immer mehr voneinander ab, die Plasmastränge wurden dadurch ausgezogen, rissen endlich, und die Enden wurden allmählich in die nun völlig isolierten Sporen eingezogen. Nachdem die Ortsbewegung noch eine Weile angedauert hatte, begannen die Sporen auszuschwärmen und verhielten sich nun nicht anders als normal entleerte Sporen. Die letzten Schritte der Ausbildung können demnach von den Sporen auch außerhalb des Sporangiums zurückgelegt werden. Dagegen

gelingt es dem homogenen Plasma des Stad. 2 nicht, außerhalb des Sporangiums die Differenzierung fortzusetzen.

Dieses letztere Verhalten fordert Beachtung und verlangt eine Erörterung der bewirkenden Ursachen. Deren kommen möglicherweise mehrere in Betracht: erstens einmal, wenn auch am unwahrscheinlichsten, die rein mechanischen Umlagerungen im Plasma während des Ausfließens, sodann die Notwendigkeit der Membranbildung und dann der veränderte Stoffaustausch durch die Berührung des anfangs nackten Protoplasten mit dem Außenmedium.

Durch einen Vergleich mit dem Verhalten zerschnittener Sporangien, deren Inhalt nicht ausgeflossen ist, wird sich am besten feststellen lassen, welchem dieser Faktoren die größte Bedeutung zukommt.

In der nebenstehenden Tabelle sind die Beobachtungen an zerschnittenen, nicht ausfließenden Sporangien denen an ausgetretenen Sporangieninhalten bei sonst gleichen Außenbedingungen gegenübergestellt. Aus dem Vergleich beider Rubriken geht hervor, daß auch bei jenen im Stad. 2 vielfach die Differenzierung zugunsten vegetativer Entwicklung unterbleibt. Das heißt, daß die Umgruppierung des Plasmas nicht für das Ergebnis verantwortlich gemacht werden kann, da sie ja nur in dem einen Falle stattfindet. Der experimentelle Nachweis, ob die Membranbildung ohne Verletzung der Plasmahaut irgendwelchen Einfluß auf das Differenzierungsvermögen hat, war nicht zu erbringen. Denn plasmolysiert man die jungen Sporangien, so gehen sie zugrunde, ohne eine Haut gebildet zu haben. So kann nur auf den vereinzelten Fall II, 16 hingewiesen werden, wo innerhalb eines umhäuteten Ballens Sporen entwickelt worden sind. Jedenfalls ist es unwahrscheinlich, daß die Bildung einer neuen Membran aus dem Sporangienplasma heraus dieses so stark beeinflußt, daß es zu weiterer Sporendifferenzierung nicht mehr fähig ist. Denn bei zerschnittenen Sporangien wird ja nur ein kleiner Teil der Oberfläche bloßgelegt. Die erforderliche Leistung ist demnach gering, und doch unterbleibt die Differenzierung.

Vielleicht ist der in Differenzierung begriffene Sporangieninhalt in so hohem Maße reizempfindlich, daß schon eine partielle direkte Berührung mit dem Außenmedium den Anstoß zu vegetativer Entwicklung gibt. Möglicherweise kommt aber auch noch ein anderer, bisher nicht berücksichtigter Faktor in Betracht. Die Sporangieninhalte haben einen hohen osmotischen Druck, neigen also zur Wasseraufnahme. Dieser ist aber durch die begrenzte Dehnungs-

## Verhalten zerschnittener Zoosporangien.

| I. Plasma im Sporangium bleibend | | | II. Plasma austretend | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Stadium | umgebendes Medium | Verhalten des Sporangieninhalts | Stadium | umgebendes Medium | Verhalten des Plasmas |
| 1. 1 | Wasser | Wundmembran. | 1. 2 | Wasser | Plasma zerfließend. |
| 2. 3 | " | weitere Differenzierung. | 2. 2 | " | austretende Ballen platzen. |
| | | | 3. 2 (3 ×) | " | umhäut. Ballen, Plasma degeneriert. |
| 3. 2 (3 ×) | $^1/_4$ % Fleischextrakt | Basalteil vegetativ. | 4. 2 (2 ×) | $^1/_4$ % Fleischextrakt | umhäut. Ballen, Plasma degeneriert. |
| 4. 2 | " " | Spitzenteil vegetativ. | 5. 2 | " " | austretende Ballen platzen. |
| 5. 2 | " " | Spitzenteil weiter differenziert. | 6. 3 a | " " | weitere Differenzierung. |
| 6. 2 (2 ×) | $^1/_2$ % Fleischextrakt | Basalteil vegetativ. | 7. 2 | $^1/_2$ % Fleischextrakt | umhäut. Ballen, Plasma degeneriert. |
| | | | 8. 2 | " " | umhäuteter Ballen platzt. |
| | | | 9. 2 (3 ×) | " " | Ballen mit vegetativen Fortsätzen. |
| 7. 2 (2 ×) | $^3/_4$ % Fleischextrakt | Basalteil und Spitze vegetativ. | 10. 2 | $^3/_4$ % Fleischextrakt | umhäut. Ballen, Plasma degeneriert. |
| 8. 3 a | " " | Spitze weiter differenziert. | | | |
| 9. 3 | 1 % Fleischextrakt | Basalteil und Spitze vegetativ. | 11. 3 | 1 % Fleischextrakt | Klüftung schwindet. |
| 10. 3 | " " | weitere Differenzierung. | 12. 3 (2 ×) | " " | weitere Differenzierung. |
| 11. 2 | 1 % Rohrzucker | Basalteil vegetativ. | 13. 2 | 1 % Rohrzucker | umhäut. Ballen, Plasma degeneriert. |
| 12. 3 | " " | Spitze weiter differenziert. | 14. 2 | " " | Ballen mit vegetativen Fortsätzen. |
| | | | 15. 3 | 5 % Rohrzucker | weitere Differenzierung. |
| 13. 3 b | 7,5 % Rohrzucker | weitere Differenzierung. | 16. 3 | 7,5 % Rohrzucker | im umhäuteten Ballen Sporen entwickelt. |
| 14. 3 | " " | Basalteil vegetativ. | | | |
| 15. 3 | 5 % Traubenzucker | Spitze weiter differenziert. | | | |

fähigkeit der Membran eine Grenze gesetzt. Wird diese Membran ganz oder teilweise entfernt, die Kontinuität der Plasmahaut durch das Zerschneiden womöglich noch zerstört, so kann jetzt reichlich Wasser eindringen. Diese Wasseraufnahme tritt in einer beträchtlichen Quellung in Erscheinung. Dadurch aber wird das Plasma verdünnt. Und möglicherweise ist die Konzentrationsminderung des Plasmas der Grund, warum die weitere Differenzierung nicht mehr erfolgt.

Diese Vermutung wird noch durch das Verhalten isolierter Sporangien gestützt. Schneidet man Hyphen ab, die an ihren Enden schon die charakteristische keulige Verdickung und eine Verdichtung ihres Plasmas aufweisen, so geht die Sporangienausbildung nicht mehr weiter, sondern die Hyphenenden nehmen das eingestellte Längenwachstum wieder auf. Mit Querwand versehene Sporangien dagegen werden durch die Trennung vom Mycel nicht im geringsten beeinflußt. Wahrscheinlich wird die Sporangienentwicklung eingestellt, weil die Plasmazufuhr vom Mycel her unterbunden ist. Wie bei *Phycomyces* kann auch hier nicht das Fehlen bestimmter Substanzen oder eine absolut zu geringe Plasmamenge für das Verhalten verantwortlich gemacht werden, denn die abgeschnittenen Enden entwickeln im Wassertropfen, also ohne Nährstoffzufuhr von außen, nach einiger Zeit vegetativen Wachstums kleinere Sporangien. Allerdings fehlt bei *Saprolegnia* der Nachweis, daß nicht der Wundreiz das vegetative Auswachsen verursacht. Dieser wäre vielleicht dadurch zu erbringen, daß man Hyphen im Stad. 1 stark plasmolysierte und so ohne äußere Verletzung den plasmatischen Zusammenhang zwischen der Spitze und dem Mycel aufhöbe.

Dieses Verhalten der abgeschnittenen jungen Spitzen ist noch aus einem anderen Grunde von theoretischem Interesse. Sporangien werden nach Klebs (27) nicht angelegt, solange die Bedingungen für lebhaftes Wachstum gegeben sind. Darum erfolgt ihre Anlage erst von einem bestimmten Nährstoffminimum ab. Da nun die Einwirkung höher konzentrierter Nährstoffe schon angelegte Sporangien zu vegetativer Entwicklung veranlaßt, könnte man denken, daß sie diese Wirkung vermöge ihrer Wachstumsförderung erreichen. Aber diese Begünstigung des Wachstums braucht nicht das Primäre zu sein. Dies zeigen obige Versuche. Denn reines Wasser hat keine wachstumsfördernden Eigenschaften. Vielmehr erfolgt die Hemmung der Differenzierung als erstes, und daraufhin

wird das vegetative Wachstum wieder aufgenommen, das durch die Plasmaansammlung in der Spitze für längere Zeit auch im nährstoffbaren Medium ermöglicht wird.

Noch bleiben einige der in der Tabelle aufgeführten Fälle (s. I, 9, 13, 14) für die Betrachtung übrig. Auch Stad. 3 kann nach dem Zerschneiden die weitere Differenzierung aufgeben und vegetative Fortsätze entwickeln. Sporangien, die schon ganz deutliche Klüftung aufwiesen, büßten diese vollständig ein. Hierin haben wir das bisher vergebens gesuchte Beispiel völligen Homogenwerdens schon geklüfteter Sporangien.

Das wechselnde Verhalten der Stad. 3 beim Zerschneiden, die manchmal sich weiter differenzieren, manchmal sich rückbilden, läßt sich aus der Annahme der Quellungswirkung erklären. Kann ein rascher Verschluß der Schnittstelle zustande kommen, etwa derart, daß der Schnitt hauptsächlich schmale Plasmaverbindungen trifft, so wird nur wenig Wasser in das Plasma aufgenommen, und die Differenzierung wird nicht behindert und umgekehrt.

Da das Temperaturmaximum für die Sporangienbildung niedriger liegt als für das vegetative Wachstum (27), wurde der Versuch gemacht, durch Einwirkung höherer Temperaturen schon angelegte Sporangien zu einer Entwicklungsänderung zu bestimmen. Das Ergebnis war negativ. Benutzt wurde ein Mikroskop mit heizbarem Objekttisch (dessen genaue Beschreibung s. Pfeffer [40]), auf dem die Objekte zwecks möglichst gleichmäßiger Erwärmung in einem Wasserbad untergebracht wurden. Brachte man die Präparate sofort in Wasser von 25° C, so gingen Hyphen und Sporangien zugrunde. Darum konnten die Versuche höchstens bei 21° C begonnen werden, und die Temperatur mußte dann möglichst rasch auf über 33° C gesteigert werden. Bei diesen hohen Temperaturen von 20—30° findet aber die Zoosporenbildung mit solcher Geschwindigkeit statt, daß die Entwicklung immer beendet, ehe das Temperaturmaximum erreicht war. Beispielsweise erfolgte die Isolierung schon 15 Minuten nach der ersten Andeutung einer Klüftung, und wieder 10 Minuten später wurden die Zoosporen entleert. Verdickte Hyphenenden dagegen zeigten an ihrer Spitze ein rasches vegetatives Wachstum in der Form feiner Hyphen von geringerem Durchmesser als die Fadenbasis. Also nur Stad. 1 war nachweislich zu vegetativer Entwicklung zurückzubringen. Darum wurden die Versuche mit höheren Temperaturen bald aufgegeben.

## 2. Verhalten der Oogonien.

Nachdem so für die Zoosporangien die Möglichkeit der Entwicklungsänderung in verschiedenen Stadien erwiesen war, handelte es sich darum, das Verhalten der Oogonien zu prüfen. Allerdings wurde nicht die gleiche *Saprolegnia*-Art dazu benutzt, sondern aus schon früher erwähnten Gründen (s. S. 37) *Saprolegnia torulosa*. Das Versuchsmaterial wurde nicht auf Fliegenbeinen gezogen, da diese, wenn sie auch gelegentlich das Auftreten von Oogonien gestatten, im allgemeinen doch zu wenig Nährstoffe für die höhere Ansprüche an die Ernährung stellenden Geschlechtsorgane bieten. Statt dessen wurden ganze Fliegen und Ameisenpuppen infiziert, die in destilliertem Wasser schon nach 6 Tagen reichlich Oogonienanlagen aufwiesen. Dieses Verfahren erwies sich eine Zeitlang als sehr geeignet. Dann traten plötzlich auf den infizierten Insekten überwiegend Gemmen auf. Die Ursachen dieses veränderten Verhaltens waren nicht ersichtlich, denn das vegetative Mycel, von dem durch Übertragen in Wasser die Zoosporen für die Infektion gewonnen wurden, war in regelmäßigen Zeitabschnitten in frisches Erbswasser übertragen worden. Da das Mycel aber einen schlecht ernährten Eindruck machte, wurde es einige Zeit in 1 % Fleischextrakt gelassen, worin es sich zu einem dichten, sehr kräftig aussehenden Hyphenfilz entwickelte. Dieser erzeugte, kurz abgespült und dann in destilliertem Wasser liegen gelassen, nach 4 Tagen reichlich Oogonien. Dieses Mycel wuchs auch in Erbswasser wieder gut weiter. Für eine Anzahl von Versuchen wurden auch auf anderem Wege erhaltene Geschlechtsorgane verwendet. Erbswassermycel war nach dem Auswaschen in noch nicht völlig erstarrten 1,2 % Agar gebracht worden, in dem es am 3. Tage Oogonienanlagen aufwies. Die Kulturschalen standen im Keller bei 18° C, da in dem heißen Sommer 1917 die Temperatur in den Arbeitsräumen des Instituts so hoch war, daß Oogonienbildung hier gar nicht eintrat. Wenn somit die Vorkulturbedingungen des Versuchsmaterials nicht ganz gleichmäßig waren, was sicher bei vergleichender Betrachtung gleichartiger Versuche mit verschiedenem Material zu Fehlern führen würde, so war die Anzahl der jeweils erzeugten Oogonien doch so hoch, daß geschlossene Versuchsreihen mit ein und demselben Material ausgeführt werden konnten.

Bei der folgenden Darstellung wurden nachstehende Abkürzungen gebraucht:

Stad. 1: erste Andeutung von Oogonienbildung durch kugelige Anschwellung der Hyphe;
Stad. 2: großes Oogonium, noch ohne basale Querwand;
Stad. 3: Querwand vorhanden;
3a: Plasma noch homogen;
3b: Oosphären aufgetreten;
Stad. 4: Oogonium mit umhäuteten Oosporen.

Die Versuche über das Verhalten der Oogonien von *Saprolegnia* können wir kurz darstellen, da die Ergebnisse wenig Neues zu dem hinzufügen, was Klebs schon angegeben hat. Dieser äußert sich über die Hemmung der Oosporenbildung, wie folgt (27, S. 558): „Frische Nährlösung hemmt den Prozeß, weil sie das Wachstum zu sehr fördert, aber sie wirkt auch direkt giftig ein auf die jungen Oogonien, wie auf die jungen Sporangien. Allerdings hängt diese Wirkung ab von dem Entwicklungsstadium des Organs. Bringt man Mycelium mit eben beginnender Oogonienbildung in eine Peptonlösung von 0,1 %, so bleiben die Oogonien, die bereits umhäutete Oosporen gebildet haben, unverändert; die ganz jungen Oogonien, die vom Tragfaden noch nicht oder eben erst abgegliedert sind, werden ganz durchsichtig und wachsen wieder vegetativ aus. Diejenigen Anlagen, die kurz vor oder in der Bildung der Eizellen stehen, gehen zugrunde; sie haben die Wachstumsfähigkeit verloren und werden durch die Nährlösung getötet."

Es wurden in unseren Versuchen, wie schon bei den Zoosporangien, die einzelnen Stadien verschiedenen Konzentrationen von Fleischextrakt ausgesetzt. Schon $^1/_4$ % ließ Stad. 1 und 2 vegetativ auswachsen, während Stad. 3 Oosporen bildete. In $^1/_2$ % dagegen entsprangen vielfach auch mit Querwand versehenen Oogonien kräftige Hyphen. Allerdings kann selbst in 1,5 % bei Stad. 2 gelegentlich noch Sporenbildung eintreten, d. h. bei einer Konzentration, die die meisten Stad. 3a schon zum Absterben bringt. Dies widerspruchsvolle Verhalten mag wohl darauf beruhen, daß am Ende des Stad. 2 sich wichtige Umwälzungen vollziehen, so daß das Plasma schon in der Differenzierung fortschreitet und damit seine Reaktionsweise ändert, noch ehe die Querwand angelegt wird. Solche innere Änderungen vor der Abtrennung vom Tragfaden sind cytologisch nachgewiesen. Claussen (10) stellte fest, daß zu diesem Zeitpunkt in der Oogonienmitte ein

schleimerfüllter Raum entsteht. Bei 2 % Fleischextrakt geht Stad. 3a ausnahmslos zugrunde.

Wenn wir auch nicht die Wirkungen gleicher Konzentrationen auf die Zoosporangien von *Saprolegnia monoïca* und die Oogonien von *S. torulosa* unmittelbar vergleichen können, weil wir nicht wissen, wieweit die spezifische Empfindlichkeit der Art und wieweit die Eigentümlichkeit der verschiedenen Organe das Ergebnis bedingen, so springt doch ein charakteristischer Unterschied in die Augen. Die Sporangien können auf jeder Stufe ihrer Ausbildung die Differenzierung unterbrechen und das Wachstum wieder aufnehmen, die Oogonien dagegen nicht. Diese sind in einem gewissen Stadium (Stad. 3b) gegen äußere, wachstumsfördernde Einflüsse so empfindlich, daß sie nicht zu vegetativem Wachstum übergehen können, noch ihre Differenzierung unbehindert fortsetzen, sondern absterben. Die Vermutung von Klebs, daß dieses Verhalten mit den Vorgängen im Kernapparat zusammenhänge, besitzt große Wahrscheinlichkeit.

Mit Koffeïn und Alkohol ließ sich bei den Oogonien keine Entwicklungsänderung erreichen. Schon $^1/_8$ % Koffeïn wirkte bei dauernder Einwirkung degenerierend; dagegen konnte $^1/_2$ % 15 Minuten einwirken, ohne schädliche Folgen zu zeigen, und $^1/_4$ % wurde sogar bei einstündiger Wirkungsdauer vertragen. Dies läßt darauf schließen, daß das Koffeïn nur sehr langsam ins Zellinnere aufgenommen wird und dort seine vergiftende Wirkung geltend macht.

Eingehender als bei den Sporangien wurde bei den Oogonien die Wirkung höherer Temperatur untersucht. Ameisenpuppen mit einen Tag altem Mycel wurden im Thermostaten bei 25° C gehalten. Die Kontrolle zeigte nach 2 Tagen einen dichten Kranz sehr kurzer Hyphen mit vielgestaltigen Gemmen. Nach weiteren 2 Tagen waren immer noch keine Oogonienanlagen zu sehen, während die Vergleichskultur, die bei 18° C im Keller stand, deren schon viele aufwies. In einem anderen Falle war auch nach 12-tägigem Aufenthalt bei 25° C keine Andeutung von Oogonienbildung zu erkennen. Brachte man nun Mycelflocken, die Oogonien in verschiedenen Entwicklungsstadien — mit und ohne Querwand — enthielten, in den Thermostaten bei 26,5° C, so hatten alle nach 24 Stunden Oosporen gebildet. Auch ein 20stündiger Aufenthalt bei 28° C zeigte keine andere Wirkung. Dagegen gingen die Oogonien, sowohl Stad. 2 als auch 3, zugrunde, wenn sie einen Tag lang bei 30° C standen. Erwärmte man die Präparate dagegen

nur 7 Stunden lang auf 30° C und ließ sie dann im Keller bei 18° C stehen, so war in den meisten nach 24 Stunden die Differenzierung beendet. Einzelne Stad. 3 allerdings waren degeneriert.

Dieses Ergebnis weicht von dem durch Klebs festgestellten Verhalten von *Saprolegnia mixta* ab. Daß das Temperaturmaximum für die Oogonienbildung von *S. mixta* etwas höher liegt (26—27° C) als für *S. torulosa*, ist belanglos. Dann berichtet Klebs (S. 556) aber weiter: „Bereits bei 23—24° C bemerkt man eine deutliche Hemmung der Oosporenbildung, an deren Stelle eine lebhafte Gemmenbildung erscheint. Selbst wenn man eine Agarkultur zwei Tage bei 16—20° C gehalten hat, so daß die ersten Vorbereitungen für die Oosporenbildung Platz greifen, so entstehen bei 23—24° C nur wenige Oogonien, die bei 26° nicht mehr zur Reife gelangen. Läßt man dagegen eine Agarkultur 1—2 Tage bei 30° stehen und versetzt sie dann in eine Temperatur von 16—20°, so kann normalerweise die Oosporenbildung vor sich gehen.“ Im Gegensatz zu dem hier berichteten Verhalten bringt *Saprolegnia torulosa* ihre angelegten Oogonien zur fertigen Entwicklung selbst noch bei einer Temperatur, die deren Anlage nicht mehr gestattet. Wir haben also hier die gleiche Erscheinung wie bei der Sporangienbildung in Fleischextrakt, daß es nämlich stärkerer Einwirkungen bedarf zur Hemmung einer einmal eingeschlagenen Entwicklung als wie zur Unterdrückung ihrer ersten Ansätze.

Das verschiedene Verhalten bei dauerndem und bei vorübergehendem Aufenthalt bei 30° C hängt vielleicht damit zusammen, daß diese Temperatur für ein bestimmtes, vorgerücktes Stadium der Oosporenbildung schädlich ist. Setzt man nun Stad. 2 und 3 vorübergehend einer Temperatur von 30° C aus, so werden alle die Oogonien, die während dieser Zeit den kritischen Entwicklungspunkt erreichen, absterben. Da die Oogonienbildung ziemlich langsam vor sich geht, so ist es erklärlich, warum man die hohe Temperatur verhältnismäßig lange einwirken lassen kann, ohne alle Oogonien zu schädigen.

Ganz wie bei den Sporangien wirkt auch bei den jungen Oogonien die Loslösung aus dem Mycelverband differenzierungshemmend, solange noch keine Querwand gebildet ist und wenn nur ein kleines Ende des Tragfadens stehen bleibt. Die Ursache ist auch hier wohl dieselbe, nämlich Herabsetzung der Plasmakonzentration oder mindestens Verhinderung weiterer Verdichtung.

Waren die abgeschnittenen Oogonien in Wasser überführt worden, so entwickelten sie nur selten einen vegetativen Fortsatz, wie das in dünnem Fleischextrakt ausnahmslos geschah. Sondern meist saß dem kugeligen Oogonium unmittelbar ein typisches Sporangium auf (Abb. 10*a*). Dieses Verhalten hängt sicher damit zusammen, daß dem Oogonium die Möglichkeit zur weiteren Differenzierung genommen und ihm ein Anstoß zu vegetativer Entwicklung gegeben worden ist. Der reiche Plasmagehalt ermöglicht aber Zoosporenbildung, so daß der vegetative Fortsatz unmittelbar zum Sporangium wird.

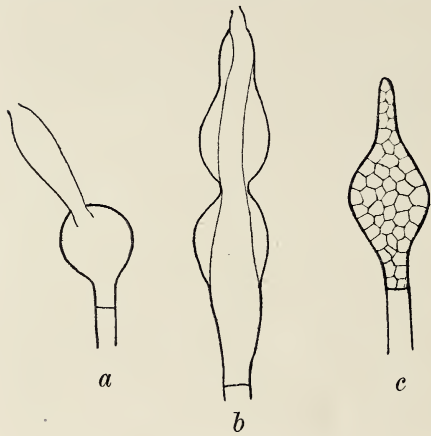



Abb. 10. *Saprolegnia torulosa.* Zoosporangienbildung aus Oogonien.
*a* = Aus dem Oogonium entspringt ein Zoosporangium.
*b* = Als Zoosporangium entleerte Oogonienreihe, durch die ein neues, schon entleertes Zoosporangium gewachsen ist.
*c* = Oogonium mit terminaler Verlängerung, von jungen Zoosporen erfüllt.

Diese Produktion von Sporangien aus den Oogonien leitet zu den Fällen direkter Umwandlung von Oogonien in Sporangien über. Klebs (S. 567) gibt ein Mittel an, dies zu erreichen. Seinen Angaben folgend wurden größere Mycelflocken, die schon reichlich Oogonienanlagen aufwiesen, dicht an der Ameisenpuppe abgeschnitten, in Wasser längere Zeit abgespült und dann in destilliertes Wasser gebracht. Zum Vergleich blieben andere abgeschnittene Mycelpartien in dem Petrischälchen, in dem sich die Ameisenpuppe mit dem Rest des Mycels befand. Hier in dem Kontrollversuch ging die Oosporenbildung ruhig weiter, ein Beweis, daß das Abschneiden keinen Einfluß gehabt hatte. In dem anderen Gefäß dagegen zeigten die Oogonien teils die charakteristische Klüftung der Zoosporangien vor der Trennung der Sporen, teils isolierte Zoosporen und teils waren sie schon entleert (Abb. 10). Diese Oogonien wiesen einen terminalen oder seitlich sitzenden Entleerungshals auf. Bringt man dagegen Stad. 3 selbst mit ganz kurzem, anschließendem Hyphenstück in reines Wasser, so wird die Oosporenbildung nicht im mindesten behindert. Das durch eine Querwand abgetrennte Oogonium besitzt eben die volle

qualitativ-quantitative Plasmaausstattung, die für die weitere Differenzierung erforderlich ist, und ist damit unabhängig geworden sowohl von der Zufuhr vom Mycel her als von den Nährstoffen der Umgebung. Junge Oogonien aber fordern auch einen gewissen Nährstoffgehalt des Außenmediums und stellen die Differenzierung ein, wenn diese Bedingung nicht mehr erfüllt ist. Da aber die Zoosporen in dieser Beziehung geringere Ansprüche stellen, ist ihre Bildung noch möglich; und so sehen wir die Oogonienanlagen in Wasser zu Sporangien werden.

Ein Beispiel, daß sich Oogonien selbst auf recht später Entwicklungsstufe noch zum Zoosporangium wandeln können, berichtet Tiesenhausen (48). Er bildet ein Oogonium von *Saprolegnia monoïca* var. *glomerata* ab, das Zoosporen erzeugt hatte, obwohl die Befruchtungsschläuche schon tief eingedrungen waren.

Es fragt sich nun, ob auch der umgekehrte Fall, die Umwandlung von Sporangien in Oogonien, eintreten kann. Bei Davis (11, S. 234) findet sich eine Notiz, die das nicht ganz unmöglich erscheinen läßt. Er berichtet über das Verhalten von Mycel, das aus Wasser in Agar übertragen wurde, folgendes: „The filaments out of water promptly developed oogonia; even when they had the form characteristic of zoosporangia. Such cultures frequently showed club-shaped oogonia whose eggs were arranged approximately in a line.“ Hieraus geht nicht hervor, welches Stadium die Sporangienbildung schon erreicht hatte, ob die Querwand schon angelegt worden war oder ob nur eben erst die Hyphenenden keulig angeschwollen waren.

Um nun zu sehen, wie weit eine Umwandlung möglich sei, wurde eine Ameisenpuppe mit dichtem, gerade in Zoosporenbildung begriffenem Hyphenkranz in eine Schale mit 1 % Agar gebracht. Die Sporangien bildeten entweder ihre Sporen fertig aus, die aber natürlich nicht entleert werden konnten, oder die Stad. 1 waren vegetativ ausgewachsen. Auch als Fliegenbeine mit einigen Sporangien und einzelne abgeschnittene Sporangien in einen Tropfen Agar gebettet wurden, war das Ergebnis kein anderes. Stad. 2 erzeugte Sporen und Stad. 1 wuchs vegetativ aus.

Demnach ist die Umwandlung von Sporangien in Oogonien, wenn auch wohl möglich, nicht mit derselben Leichtigkeit und Regelmäßigkeit zu erreichen, wie umgekehrt. Sicher ist, daß Stad. 2 durch das Versetzen in Agar in seiner weiteren Differenzierung nicht aufgehalten wird. In Stad. 1 dagegen biegt die Entwicklung

in andere Richtung um, und da kann es wohl geschehen, daß unter Umständen, die für das vegetative Wachstum wenig günstig sind, aber eine rasche Oogonienbildung gestatten, ein schon zum künftigen Sporangium angeschwollenes Hyphenende direkt zum Oogonium wird. Daß dies nicht häufig eintritt, ist begreiflich. Das Oogonium ist die höhere Fortpflanzungsform; die Sporenentwicklung führt hier über kompliziertere Vorgänge im Kernapparat als bei den Zoosporangien; seine Ansprüche an die äußeren Bildungsbedingungen sind höhere, und außerdem muß eine gewisse innere Disposition vorhanden sein. Denn auch bei günstigen Außenbedingungen geht nicht jedes Mycel zur Oogonienbildung über. Nur wenn beide Voraussetzungen erfüllt sind, wird eine Umwandlung möglich sein. Darum aber ist der Übergang der höheren in die niedere Sporangienform auch leichter zu erreichen, als umgekehrt.

Stad. 2 setzte in Agar seine Entwicklung fort. Da es unter anderen Bedingungen leicht vegetativ wird, kann man annehmen, daß der Aufenthalt in Agar, wenn er auch die Anlage von Zoosporangien nicht gestattet, keinen allzustarken Einfluß ausübt. Wenn also Stad. 2 in Agar nicht zum Oogonium wird, so kann man daraus nicht ersehen, ob dies auf einem zu geringfügigen äußeren Eingriff beruht oder auf der Unfähigkeit dieses Stadiums, noch zum Oogonium zu werden. Aus anderen Erwägungen heraus möchte man das letztere annehmen. Das Sporangium bildet so viel Sporen, als Kerne vorhanden sind (49), im Oogonium dagegen findet eine Reduktion der Kernzahl durch Degeneration einzelner Kerne statt (10). Diese komplizierteren Sporenbildungsprozesse erfolgen nicht auf bestimmte äußere Anreize hin, denn wenn man ein abgeschnittenes Zoosporangium (Stad. 2) unter denselben Bedingungen hält wie ein abgeschnittenes Oogonium im Stad. 3, also bei einem gewissen Nährstoffgehalt des Außenmediums, so wird es eben doch nicht zum Oogonium. Andererseits kann man die Vorgänge im Oogonium auch nicht als notwendige Eigenschaft eines durch die Vorkultur zur Oosporenbildung determinierten Mycels auffassen. Denn junge Oogonien können, wie wir gesehen haben, zu Sporangien werden, die bedeutend mehr Sporen haben, als Oosporen gebildet worden wären, so daß man annehmen kann, daß in diesem ehemaligen Oogonium die Kernreduktion bei der weiteren, abgeänderten Entwicklung unterbleibt. Da nun ein Oogonium nach Bildung der Querwand nicht mehr zum Sporangium werden

kann, auch wenn die äußeren Bedingungen der Zoosporenbildung förderlich sind und auch wenn das abgeschnittene Oogonium vom Mycel her keinen Einfluß mehr erfahren kann, müssen wir annehmen, daß die entscheidende Determination kurz vor der Bildung der Querwand erfolgen muß. Daraus können wir nun entnehmen, daß umgekehrt das mit Querwand versehene Zoosporangium nicht mehr zur Oosporenbildung gebracht werden kann, selbst wenn im Mycel die zur Oogonienbildung erforderlichen inneren Bedingungen vorhanden wären.

*Saprolegnia torulosa* entwickelt ihre Oosporen fast ausschließlich parthenogenetisch. Unter den Hunderten von Oogonien, die während der Untersuchung beobachtet worden waren, befanden sich nur 3 oder 4 mit Antheridien. Darum konnte die Frage der Entwicklungsänderung bei Antheridien nicht experimentell untersucht werden. Auf die Möglichkeit solcher Änderung deutet eine Bemerkung von Klebs über *Saprolegnia mixta* (27). Es heißt da S. 565: „In manchen Fällen scheinen sich die Antheridienanlagen direkt wieder in vegetative Fäden umwandeln zu können, allerdings auch wieder unter dem Einfluß der Oogonien. In manchen Kulturen, in denen die Oogonienbildung begann, aber nicht normal verlief, wuchsen antheridienähnliche Zweige nach den weiblichen Organen hin und drangen in sie hinein. Anstatt aber zu befruchten, wucherten sie im Inhalt und verzehrten ihn. Sehr wahrscheinlich entstanden diese antheridienähnlichen Zweige unter dem Einfluß der allmählich absterbenden Oogonien.“ Die Anlage von Antheridien ist von äußeren Bedingungen abhängig. Schon Klebs gibt einige Stoffe an, die die Bildung der männlichen Geschlechtsorgane bei *Saprolegnia mixta* fördern. Später hat Kauffmann (24) das diesbezügliche Verhalten anderer Arten untersucht. Für unsere Frage der Entwicklungsänderung wäre die Feststellung von Wert, wieweit erstens die Änderung der äußeren Wachstumsbedingungen nach Anlage der Antheridien deren weitere Ausbildung beeinflußt und zweitens, welche Wirkung die Entfernung der Oogonien auf die dazugehörigen Antheridien hat. Vielleicht verhalten diese sich dann ähnlich wie die Kopulationsschläuche von *Spirogyra*, die vegetativ auswachsen, wenn der korrespondierende Faden entfernt wird (22).

## II. *Achlya.*

Im Anschluß an diese vorstehend mitgeteilten Untersuchungen an *Saprolegnia*-Arten wurde noch das Verhalten anderer Saprolegniaceen betrachtet. Trow (50, S. 147) berichtet über das Verhalten einer Varietät von *Achlya americana* bei der Amputation von Hyphen. Abgeschnittene Hyphen, die kurz vor der Sporangienbildung stehen, werden vegetativ. Ist die Querwand gebildet, so können die Zoosporen normal entwickelt werden. Junge Oogonien werden zu Sporangien oder kehren in anderen Fällen zu vegetativer Entwicklung zurück. Das alles sind Tatsachen, die uns von *Saprolegnia* her bekannt sind und die daher hier keiner weiteren Erörterung bedürfen. Aber Trow beobachtete gelegentlich, daß auch Oogonien, deren basale Querwand noch nicht gebildet war, nach dem Abschneiden sich normal entwickeln konnten. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß an diesen Oogonien nicht nur ein kurzes Hyphenstück stehen geblieben war, sondern daß sie sich an der langen, kräftigen Haupthyphe befanden. Daraus mag sich das unterschiedliche Verhalten zu *Saprolegnia* erklären. Der Weg von der Schnittstelle bis zu dem betreffenden Oogonium ist zu weit, die dazwischen befindliche Plasmamasse zu groß, als daß der durch das Zerschneiden ausgeübte Reiz, über dessen Natur an anderer Stelle (s. S. 51) Vermutungen geäußert worden sind, am Oogonium entscheidend wirksam werden könnte.

Über *Achlya polyandra* erfahren wir aus einer Arbeit von Horn (23) verschiedene uns hier interessierende Einzelheiten. Horn beobachtete unter nicht näher analysierten Bedingungen durchwachsene Oogonien, die nicht zur Oosporenbildung gelangten. Ferner stellte er fest, daß in der Nähe der oberen Temperaturgrenze, sowie bei Anwendung mancher Salze und von Metallwasser der plasmatische Inhalt einzelner Hyphenstücke nach außen entleert wurde und dort sich zu Sporen differenzierte. Das erinnert uns an das Verhalten vorzeitig gewaltsam geöffneter Sporangien von *Saprolegnia*, deren Inhalt von einem gewissen Stadium ab sich auch freiliegend zu fertigen Sporen entwickeln konnte. Es ist also die Sporenentwicklung nicht unbedingt an die im geschlossenen Sporangium herrschenden Druck- und Ernährungsverhältnisse gebunden. Auffallend ist bei den mitgeteilten Beobachtungen, daß interkalare Hyphenstücke zu Sporangien wurden. Das gleiche beobachtete Horn auch nach der Zellwandbildung durch Metallsalze

und nach kurzer Plasmolyse. „Selbst zufällig aus abgeschnittenen Hyphen hervorgequollene Plasmateile konnten zu Sporangien werden und Zoosporen bilden, wenn sie nur die Fähigkeit besaßen, sich mit einer Membran zu umgeben“ (S. 19). Diese Mitteilungen erforderten insofern Beachtung, als unsere Beobachtungen an *Saprolegnia* gezeigt hatten, daß Hyphenenden, die sich schon zur Sporenbildung anschickten, wieder vegetativ werden konnten. Und wenn bei *Saprolegnia torulosa* auch unregelmäßig gestaltete, interkalare Sporangien gelegentlich auftraten, so war doch nie infolge irgend eines experimentellen Eingriffs der Inhalt von Hyphen rasch zur Sporenbildung übergegangen. Ja, umhäutete Plasmaballen entwickelten sogar vegetative Hyphen, wenn sie aus jungen Sporangien ausgetreten waren. Darum galt es zu untersuchen, ob das von Horn geschilderte Verhalten eine Eigentümlichkeit von *Achlya* sei oder ob es sich allgemein bei bestimmten Versuchsbedingungen ergäbe.

Trotzdem von verschiedenen Stellen Wasserproben auf *Achlya polyandra* geprüft wurden, wollte sich diese Art nicht finden, und so wurde notgedrungen eine andere Art in Kultur genommen, die sich mit ihren diklinen Antheridien, den zahlreichen Tüpfeln in der Oogonienwand, dem Durchmesser der Haupthyphen von 30—42 $\mu$ als *Achlya prolifera* erwies.

Einige orientierende Versuche ließen erkennen, daß die Zoosporangien dieser *Achlya* sich nicht prinzipiell anders verhielten als die von *Saprolegnia.* Wurde Stad. 3 zerschnitten, so quoll der Inhalt des Sporangiums heraus, dabei oft in größere und kleinere Ballen zerfallend. Nach einiger Zeit lagen vor dem Sporangium teils einzeln, teils gehäuft Zoosporen und außerdem einige umhäutete Ballen, die ihrer Größe nach mehreren Zoosporen entsprachen. Diese keimten, ohne erst Sporen zu bilden. In einigen anderen Fällen vollzog sich die weitere Differenzierung auch innerhalb des angeschnittenen Sporangiums. Dagegen erzeugte ein quergeteiltes Stad. 2 aus Basal- und Spitzenteil einen vegetativen Fortsatz.

Nachdem damit der Beweis erbracht worden, daß zur Sporenbildung bestimmtes Plasma mit Überspringung der Differenzierungsprozesse sofort wieder zu vegetativem Wachstum übergehen kann, wurde der Inhalt der Hyphen auf seine sporenbildenden Fähigkeiten hin untersucht. Fliegenbeine mit gut entwickeltem, meist in Sporangienbildung begriffenem Hyphenkranz wurden in Kulturschälchen

mit $1:10^{-5}$ und $1:10^{-6}$ $FeSO_4$ und $1:10^{-5}$ und $1:10^{-6}$ $CuSO_4$ gebracht. Meist gingen sie darin zugrunde. Aber einmal zeigte sich in $1:10^{-6}$ $FeSO_4$ die durch Horn beschriebene Septierung der Hyphen, aber keine Sporenbildung in diesen Abschnitten. In einem anderen Versuch mit $1:10^{-6}$ $CuSO_4$ war ein abnormes, gedrungenes Mycel mit geschlängelten Hyphenschläuchen erzeugt worden. Die endständigen Sporangien, die vor der Überführung in die Metallsalzlösung schon angelegt waren, degenerierten zumeist, oder die Sporen keimten ohne entleert zu werden. Wurden Hyphen mit Rohrzucker oder $KNO_3$ plasmolysiert und dann in Wasser überführt, so erzeugten die umhäuteten Plasmaballen seitliche, oft lange Fortsätze, die sich durch ihren bedeutend geringeren Durchmesser von den vor dem Versuch gebildeten Hyphen deutlich unterschieden. An ihren Enden waren häufig kleine Sporangien entstanden. Nie aber gingen diese durch Plasmolyse entstandenen Ballen direkt zur Sporenbildung über. Darum muß dahingestellt bleiben, ob das von Horn beschriebene Verhalten eine spezielle Eigentümlichkeit von *Achlya polyandra* ist.

## C. Zusammenfassung der Ergebnisse.

### A.

I. Der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* ist jederzeit leicht zu mycelialem Wachstum zu veranlassen.

II. 1. Die Entwicklung junger Sporangien, die noch nicht ihre definitive Größe erreicht haben, kann gehemmt und in andere Bahnen gelenkt werden.

2. Je nach dem umgebenden Medium entwickeln sie Mycel oder neue Sporangien.

3. Den Anstoß zu dieser Entwicklungsänderung gibt entweder gänzliche oder teilweise Unterbindung der Plasmazufuhr von der Trägerbasis her, oder dauernder sowie vorübergehender Wechsel des umgebenden Mediums durch gänzliches oder partielles Untertauchen.

4. Im letzteren Fall muß der Reiz das Köpfchen selbst treffen.

5. Verminderung der Sauerstoffzufuhr und Verhinderung der Transpiration können nicht die Faktoren sein, die die Sporangienbildung verhindern.

III. 1. Sporangien von definitiver Größe sind keiner Entwicklungsänderung mehr fähig, auch wenn noch keine Kolumella gebildet ist und die Sporen noch nicht gegeneinander abgegrenzt sind.

2. Diese Sporangien entwickeln keimfähige Sporen auch bei Trennung vom Träger und in Flüssigkeit. Dabei unterbleibt aber die nachträgliche Streckung des Trägers.

3. Selbst das aus dem Sporangium entleerte Plasma kann die Sporen fertig bilden.

IV. Die Beobachtungen von Köhler an *Rhizopus nigricans* werden dahin ergänzt, daß auch Köpfchen ohne Kolumella zu reproduktiver Tätigkeit fähig sind und daß der morphologische Charakter des neuen Gebildes von den Außenbedingungen bestimmt wird.

V. 1. Der unverletzte Träger von *Phycomyces* erzeugt Seitenzweige nur in der Wachstumszone.

2. Bei Entfernung oder Inaktivierung des oberen Endes, sowie bei Quetschung einer mittleren Zone werden neue Träger dicht unter der Eingriffsstelle gebildet.

3. Isolierte Mittelstücke reproduzieren ausnahmslos nur am apikalen Ende; die Trägerspitzen zeigen diese Polarität nicht so ausgeprägt.

4. Alte, gestreckte Träger haben die Reproduktionsfähigkeit nicht völlig verloren. Sie äußert sich zwar nach terminaler Verletzung nur selten, tritt dagegen bei Zerstückelung des Trägers deutlich in die Erscheinung.

5. Die Größe des reproduzierten Teiles wird durch den relativen Plasmareichtum des Trägers bestimmt.

## B.

I. 1. Die Zoosporenentwicklung von *Saprolegnia* kann auf jeder Stufe der Ausbildung gehemmt und in vegetatives Wachstum umgeändert werden.

2. Dies wird erreicht durch höhere Konzentration von Nährstoffen und durch spezifisch wirkende Stoffe.

3. Im ersten Stadium der Entwicklung, vor Bildung der Querwand, wird schon durch die Trennung von der Hyphe die weitere Differenzierung unterbunden und vegetatives Wachstum veranlaßt.

4. Dies kann auch geschehen, wenn vom Tragfaden abgegrenzte Sporangien durchschnitten werden.

5. Sind die Sporenanlagen schon weit entwickelt, so kann sich ihre definitive Ausbildung auch außerhalb des Sporangiums vollziehen.

6. Die Klüftung des Sporangiums in einzelne Sporenanlagen kann teilweise und gänzlich rückgängig gemacht werden.

II. 1. Es bestätigt sich, daß bei den Oogonien eine Entwicklungsänderung nur möglich ist, solange die Oosporenbildung noch nicht eingeleitet ist.

2. Auch bei ihnen haben Trennung vom Mycel und Konzentrationssteigerung dieselbe Wirkung wie bei den Zoosporangien.

3. Oogonien können, wie schon bekannt, unmittelbar in Sporangien umgewandelt werden.

III. 1. Sowohl bei den Sporangien wie den Oogonien kann die einmal eingeleitete Differenzierung unter Bedingungen fortgesetzt werden, unter denen die Anlage der betreffenden Organe nicht erfolgt wäre.

2. Auch in den späteren Stadien bedarf es um so stärkerer Eingriffe, die Entwicklung aufzuhalten, je weiter die Differenzierung fortgeschritten ist.

IV. 1. Die Zoosporangien von *Achlya prolifera* verhalten sich wie diejenigen von *Saprolegnia.*

2. Der Inhalt vegetativer Hyphen konnte auf keine Weise unmittelbar zur Sporenbildung bestimmt werden.

## D. Allgemeine Betrachtungen.

Entwicklungsänderungen, in dem einleitend bemerkten engeren Sinne, sind auch von anderen Pflanzengruppen als den Phycomyceten bekannt. Bleiben wir vorläufig einmal bei den Pilzen! Die einfachsten Verhältnisse liegen vor, wenn ein Organ, ehe es seine definitive Ausbildung erreicht, wieder in vegetatives Wachstum umlenkt. Manchmal ist das nichts anderes als ein nur wenig verkürzter Entwicklungsgang, so wenn die Konidien von *Nectria* zu Hyphen auswachsen, noch ehe sie abgetrennt worden sind (54, S. 11). Dies Überspringen der letzten Stadien der Ausbildung findet auch statt, wenn die Askosporen von *Sordaria fimiseda* (2, S. 368) vor Erlangung der definitiven Membranstruktur oder die Sporen von *Phycomyces* vor Bildung der Exospors (46, S. 288) keimen.

In anderen Fällen aber erfolgt die Entwicklungsänderung auf so früher Stufe, daß sie nicht gut bloß als verfrühte Keimung aufgefaßt werden kann. Der Askus von *Exoascus* (42, S. 106) kann zur Hyphe werden oder Konidien abschnüren. Und bei *Coprinus* werden nicht nur die junge Fruchtanlage wieder vegetativ, sondern nach Brefeld (6, III, S. 74) auch die jungen Basidien und alle Teile des Hymeniums. Magnus (37, S. 109) hat allerdings dies Ergebnis dahin berichtigt, daß wohl die Palisadenzellen, nicht aber die Cystiden zu dieser Änderung befähigt sind. Wenn ein Konidienträger zur Hyphe (*Pilacre;* 6, VII, 50) oder zu einem Haar wird (*Volutella;* 54, S. 42) oder Sterigmen fädig auswachsen (*Aspergillus;* 9, S. 44), so macht das Verständnis dieses Verhaltens keine Schwierigkeit, da hier wachsende Gebilde vorliegen, deren Zuwachs sich den neuen Bedingungen entsprechend gestaltet. Auch der Übergang von Sterigmen in Schraubenfäden bei *Eurotium* (25, S. 480) kann unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden. Tiefer geht die Beeinflussung dagegen, wenn Organe oder Gewebe, die ihre definitive Gestaltung erreicht und womöglich das Wachstum schon eingestellt haben, noch zu anderen Gebilden werden. So kann bei den gymnokarpen Basidiomyceten, z. B. *Russula*, jede an die Oberfläche gelangende Zelle zur Oberhautzelle werden (37, S. 136), und bei den Sklerotien von *Coprinus* gehen die Markzellen beim Bloßlegen unmittelbar in Rindenzellen über (6, III, S. 25).

Daß auch bei Algen ähnliche Erscheinungen auftreten können, sei nur durch einige wenige Beispiele bewiesen. Klebs (25, S. 247) erzielte bei *Spirogyra* ein Vegetativwerden der Geschlechtszellen bei Anwendung schwach wasserentziehender Lösungen, und denselben Erfolg beobachtete Haberlandt (22), wenn der eine der zur Kopulation sich anschickenden Fäden entfernt wurde. Bei schwachem Licht wachsen die Oogonien- und Antheridienanlagen von *Vaucheria* vegetativ aus, und letztere können sich bei Überführung aus Rohrzucker in Wasser in Zoosporangien umwandeln (25, S. 102, 115).

Außerordentlich reich ist die Literatur der Phanerogamen an Angaben über gelegentlich auftretende, vor allem aber auch über experimentell erzeugte Übergänge von einem Organ in ein anderes, z. B. von einer Blatt-, einer Sproßform in eine davon physiologisch und morphologisch verschiedene, homologe Bildung. Zumeist vollzieht sich diese Umstimmung auf früher Stufe der embryonalen Anlage. Wir wollen hier nur die selteneren, ein besonderes

Interesse beanspruchenden Fälle herausgreifen, wo ein ausgewachsenes oder doch nahezu fertiges Organ noch umgebildet wird, wo es sich also ersichtlich um eine Umgestaltung handelt. Nach Vöchting (52) kann eine Knolle zum Stengel, eine Wurzel, ein Blattstiel zur Knolle werden. Auch zur Erfüllung anderer Funktionen kann sich der Blattstiel umgestalten. Winkler (57) ließ ihn bei *Torenia asiatica* zum Stengel werden. Bei *Robinia* (5) und *Circaea* (12) wurde er zum Assimilationsorgan. Doch nicht nur Teile, sondern auch ganze Blätter können Umbildungen erfahren. Die Primärblätter von *Vicia* werden zu gewöhnlichen Laubblättern (20, S. 334). Winkler (56) beobachtete den bisher wohl einzigartig dastehenden Fall, daß sich bei *Chrysanthemum frutescens* fertig ausgebildete Blütenblätter und Narben zu Laubblättern umwandelten. Endlich sei noch ein Beispiel dafür angeführt, daß der gesamte Sproß einen anderen Charakter annimmt. Goebel (19) brachte einen fertilen Sproß von *Equisetum arvense* zum Ergrünen und zur Astbildung.

Umbildungserscheinungen und Rückbildungen im Zusammenhang mit Neubildungsvorgängen treten auch im Tierreich auf. Einige Beispiele dafür findet man bei Korschelt (35) zusammengestellt in dem Kapitel über Verjüngung von Zellen und Geweben.

Die Umgestaltungen, die diese angeführten Wandlungen im Gefolge haben, sind teilweise recht bedeutend. Schon die Gesamtform ändert sich mehr oder weniger; einschneidender aber sind die anatomischen Veränderungen. Der dorsiventral gebaute Blattstiel wird radiär; vorhandene Gewebe erfahren eine Umlagerung (52, 57) und Vermehrung, organfremde Gewebe oder Gewebselemente treten auf (57, 52). Diese Neubildungen an ausgewachsenen Organen werden dadurch möglich, daß fertig differenzierte Zellen das Wachstum wieder aufnehmen und teils ein embryonales Gewebe erzeugen, das das Fehlende liefert, teils sich unmittelbar umdifferenzieren. Zu diesen anatomisch-morphologischen Änderungen gesellen sich Wandlungen im physiologischen Verhalten. Farblose Zellen ergrünen und beginnen zu assimilieren (56, 19), die Anlage des Trennungsgewebes am Blattgrund unterbleibt (19), Dickenwachstum tritt auf (57).

Die letzten Beispiele haben uns die extremste Möglichkeit, nämlich die Umbildung fertiger Teile, vor Augen gestellt. Wir dürfen aber nicht vergessen, daß in den weitaus meisten Fällen eine so späte Entwicklungsänderung nicht mehr stattfindet. Nur

spricht man gewöhnlich nicht von dieser Tatsache, weil sie uns ganz natürlich erscheint. Jetzt soll aber das uns bekannte Beobachtungsmaterial einmal daraufhin geprüft werden, wieweit der Grad der Entwicklung einen Einfluß auf die Umwandlungsfähigkeit ausübt. Klebs faßt seine Erfahrungen an Pilzen dahin zusammen, daß der Versuch, die junge Fruchtanlage durch direkte Zufuhr frischer Nahrung zu vegetativem Leben zurückzubringen, bei den einfachsten Fruchtträgern bis zu den kompliziertesten gelänge, „aber allerdings nur bis zu einem gewissen Entwicklungsstadium, meist bis kurz vor der eigentlichen Sporenbildung" (28, S. 164). Dies stimmt für eine große Reihe von Fällen; man denke nur an den ausgewachsenen Askus (42), die Basidie kurz vor der Sporenbildung (37), das Oogonium von *Saprolegnia* kurz vor Bildung der Eizellen, das Sporangium von *Phycomyces* vor Sonderung des Plasmas. Selten wird diese Grenze nach oben hin etwas überschritten. Die junge, vegetativ werdende Konidie freilich ist kein eindeutiges Beispiel hierfür, da man bei ihr von einer vorzeitigen Keimung reden könnte; aber die vorstehende Untersuchung an *Saprolegnia* hat uns gezeigt, daß der Sporangieninhalt wieder homogen werden kann, wenn die ersten Schritte zur Sporenbildung schon getan waren. Daß hier noch nicht isolierte Sporen vorlagen, ist nicht das Entscheidende; denn in dem Stadium, in dem die Oogonien von *Saprolegnia* nicht mehr vegetativ werden, sind die künftigen Oosporen doch auch noch nicht voneinander geschieden. Vielmehr muß es sich um innere Vorgänge handeln. Sonst bliebe ja auch unverständlich, wieso einsporige Gebilde von einem bestimmten Zeitpunkt an anders reagieren. Die weiblichen Geschlechtszellen von *Spirogyra* werden beispielsweise nur vegetativ, solange die spontane Turgorsenkung in der männlichen, dann in der weiblichen Zelle noch nicht erfolgt ist. Später entwickeln sie geschlechtlich oder parthenogenetisch Sporen. Dabei ist diese Drucksenkung zwar das Anzeichen, nicht aber die Ursache des veränderten Verhaltens, denn künstliche Plasmolyse des vorhergehenden Stadiums zeitigt auch nur vegetative Entwicklung, nicht Parthenosporenbildung.

Die Annahme, daß das in Sporenbildung eingetretene Plasma die Fähigkeit zu anderem Verhalten verliert, macht uns zwar das Verhalten in einer Reihe von Fällen verständlich, ist aber kein Schlüssel zur Deutung aller Beobachtungen. Denn manchmal kann die Entwicklung schon auf sehr früher Stufe eindeutig bestimmt

sein. So gibt Klein (32, S. 312) an, daß die Fruchtanlage von *Pilobolus* nie mehr zu Mycel werden kann. Oder der hemmende Einfluß des Differenzierungsgrades macht sich auch in benachbarten Geweben geltend. Magnus (37) berichtet von *Agaricus campestris*, daß kurz vor der Streckung der Fruchtanlage die weitere Entwicklung jedes Teiles genau bestimmt wäre und daß darum in diesem älteren Stadium nur unvollkommen regeneriert würde. Auf ähnliche Beziehungen deutet wohl auch die Bemerkung von Goebel (18, S. 117), daß die Umwandlung von Staubblättern in grüne oder blumenblattähnliche Spreiten um so länger möglich ist, je später das Archespor angelegt wird.

Viele Fälle von möglicher oder nicht mehr möglicher Entwicklungsänderung haben aber mit der Herausbildung von Fruktifikationsorganen überhaupt nichts zu tun. Beweise dafür finden sich schon in den früher gegebenen Beispielen. Hier sei nur noch ein Fall angegeben, in dem auf früher Stufe die Entwicklung festgelegt ist. Frank (16) versuchte, die Dorsiventralität von *Thuja occidentalis* umzukehren. Es gelang ihm auch bei entgegengesetzter Lichtlage. Dabei zeigte sich aber, daß die jungen, vorher schon angelegten, wenn auch noch nicht fertig ausgebildeten Blatteile noch die Merkmale ihres ursprünglichen anatomischen Charakters entwickelten.

Die Beispiele könnten noch beliebig vermehrt werden. Soviel geht aber auch aus dem angeführten Tatsachenmaterial schon hervor, daß sich keine allgemeine Gesetzmäßigkeit feststellen läßt. Die Fähigkeit zur Entwicklungsänderung ist nicht das Vorrecht niederer Organismen, noch eine in der Ontogenese gesetzmäßig zurücktretende Eigentümlichkeit. Sondern je nach den Arten verschieden, ist der künftige Entwicklungsgang mehr oder weniger fest induziert.

Labile Induktion bildet die Voraussetzung für Entwicklungsänderungen, besagt aber nichts über die wirksamen Faktoren. Wie manche Organe oder gewisse Formeigentümlichkeiten von Organen nur bei einer bestimmten, mehr oder minder stark variierbaren Konstellation von äußeren Faktoren auftreten, so kann eine stärkere Änderung dieser Außenbedingungen auch schon eingeleitete Gestaltungsprozesse beeinflussen. Was uns als Vermutung am Anfang unserer Versuche geleitet hatte und durch die Ergebnisse als wahr erwiesen wurde, findet seine Bestätigung durch viele andere Beobachtungen. Manchmal ist es ein einzelner Faktor, dessen Variation

schon von Erfolg begleitet ist, wie Änderung des Feuchtigkeitsgrades, manchmal ein ganzer Faktorenkomplex, wie z. B. der Übergang aus Flüssigkeit in Luft und umgekehrt oder das Bloßlegen von Geweben (6, 53).

Die äußeren Bedingungen brauchen sich aber nicht unbedingt zu wandeln. Wenn der Organismus im Laufe seiner Entwicklung seine Ansprüche an die Außenwelt ändert und diese dann den neuen Bedürfnissen nicht mehr entspricht, so wird dasselbe erzielt, nämlich ein Mißverhältnis zwischen den für die Fortsetzung der begonnenen Ausbildung nötigen und den tatsächlichen Bedingungen, und dies kann in einer Entwicklungsänderung zum Ausdruck kommen. So wachsen die Oogonien von *Vaucheria* bei geringer Lichtintensität (25, S. 102), die Sporangien von *Mucor* bei niederem Luftdruck (25, S. 497) nur bis zu einem gewissen Stadium heran und gehen dann in vegetatives Wachstum über.

Als äußere Faktoren, deren Ausschaltung die Ausbildung eines Organs beeinflußt, sind natürlich auch die von einem anderen Individuum ausgehenden Reizwirkungen zu betrachten. So ist das vegetative Auswachsen der Kopulationsschläuche von *Spirogyra* nach Entfernung des anderen Geschlechtsfadens zu verstehen. Und endlich ist von hier aus der Schritt nicht weit, Eingriffe in dieselbe Pflanze, sofern sie nur das zur Umwandlung zu bringende Organ nicht unmittelbar treffen, als Änderung der Außenfaktoren zu bezeichnen. Die Loslösung der jungen Fruchtanlage von *Coprinus* aus dem Mycelverband ist ein Anstoß zu vegetativer Entwicklung; die Entfernung der Hauptblätter von *Vicia* bewirkt die Umwandlung der Primärblätter zu Laubblättern. Die Erhaltung und Umwandlung der Blattstielstummel von *Circaea* (12, S. 50) wird begünstigt, wenn die Entwicklung von Ausläufern gefördert wird. In anderen Fällen besteht der Eingriff nicht in der Entfernung oder besonderen Förderung bestimmter Organe, sondern in einer künstlichen Änderung der Lagebeziehungen der einzelnen Teile. Auf diesem Wege wurden durch Vöchting (52) und Winkler (57) Knolle und Blattstiel in stengelartige Gebilde umgewandelt.

Solche komplexe korrelative Beziehungen zwischen den einzelnen Pflanzenteilen treten bei niederen Organismen weniger mannigfaltig in die Erscheinung, weil die morphologisch-physiologische Differenzierung häufig nicht so ausgeprägt ist. Aus diesem Grunde war es uns möglich, die Entwicklungsänderung junger Sporangien von *Phycomyces* und *Saprolegnia* nach Trennung vom Mycel einfach

als eine Folge verminderter Plasmazufuhr wenn auch nicht zu erweisen, so doch wahrscheinlich zu machen. Doch geht aus unseren Untersuchungen auch hervor, daß die vom normalen Entwicklungsgang abweichenden Gestaltungsprozesse nicht immer veränderte Ernährungsbedingungen voraussetzen. Wenn *Phycomyces* nach viertelstündigem Benetzen des jungen Sporangiums aus dem Köpfchen ein neues Sporangium erzeugt, wenn unterhalb des mehrmals mit Karton gestrichenen Köpfchens der Träger Seitenzweige entwickelt, so hat sich ja weder die Umwelt gewandelt, noch sind die Beziehungen der einzelnen Teile des Organismus zueinander verändert worden. Wenn trotzdem die Pflanze nach der Reizung sich anders verhält als vorher unter den gleichen Bedingungen, so müssen wir eine Umstimmung im wachsenden Organ selbst annehmen, derzufolge die gleichen physikalisch-chemischen Einwirkungen nun andersartig verarbeitet werden. Wir müssen eben die regulatorischen Fähigkeiten des Organismus jederzeit mit in Betracht ziehen. Wie und vor allem ob diese in einer bestimmten, zufällig oder experimentell gegebenen Lage arbeiten, entzieht sich jeweils unserer Voraussicht. Wir können nicht behaupten, daß die biologische Notwendigkeit ein bestimmtes Verhalten bedinge, so sinnvoll die Reaktion der nachträglichen Beurteilung auch erscheint. Dagegen sprechen die zahlreichen Fälle, in denen der Organismus zugrunde geht, weil ihm eine kleine Anpassung nicht gelingt. Vielmehr können wir nur feststellen, daß in dem gegebenen Falle die Entwicklungsänderung möglich war oder nicht.

Selbst wenn die Umbildung erst nach Erreichung der definitiven Ausbildung eintritt, hat sie nichts Verwunderliches, sofern wir nicht das neue Ergebnis, sondern die dazu führenden Prozesse betrachten. Teilweise werden neue Struktureigentümlichkeiten erzeugt, teilweise, wenn auch seltener, wird Bestehendes wieder entfernt. Das sind beides aber Vorgänge, die auch bei der normalen Ontogenese auftreten. Auch bei der Bildung der Siebröhren, der Entstehung lysogener Drüsen u. a. findet ein Abbau statt. Desgleichen ist uns die Tatsache, daß Zellen oder Gewebe, die ihr Wachstum schon eingestellt hatten, dieses wieder aufnehmen, von Regenerationserscheinungen her bekannt. Und doch bieten die Entwicklungsänderungen noch ungelöste Rätsel genug; denn wir wissen nicht, was die Gestaltungsprozesse kausal bedingt und leitet. Daß von dem Endpunkt terminaler Entwicklung oder von einem Zwischenstadium aus neue Bahnen eingeschlagen werden können,

belehrt uns über die Plastizität der lebenden Zelle, die über viel mehr Gestaltungsmöglichkeiten verfügt, als sie tatsächlich im normalen Entwicklungsgang zum Ausdruck bringt.

---

Vorstehend mitgeteilte Untersuchungen wurden vom Sommer 1916 bis zum Herbst 1917 im botanischen Institut der Universität Leipzig ausgeführt. Herrn Geheimrat Prof. W. Pfeffer sei für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine dauernd wohlwollende Förderung durch wertvollen Rat auch hier ergebenst gedankt. Ebenso bin ich Herrn Prof. J. Buder für seine Unterstützung durch Rat und Tat zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

---

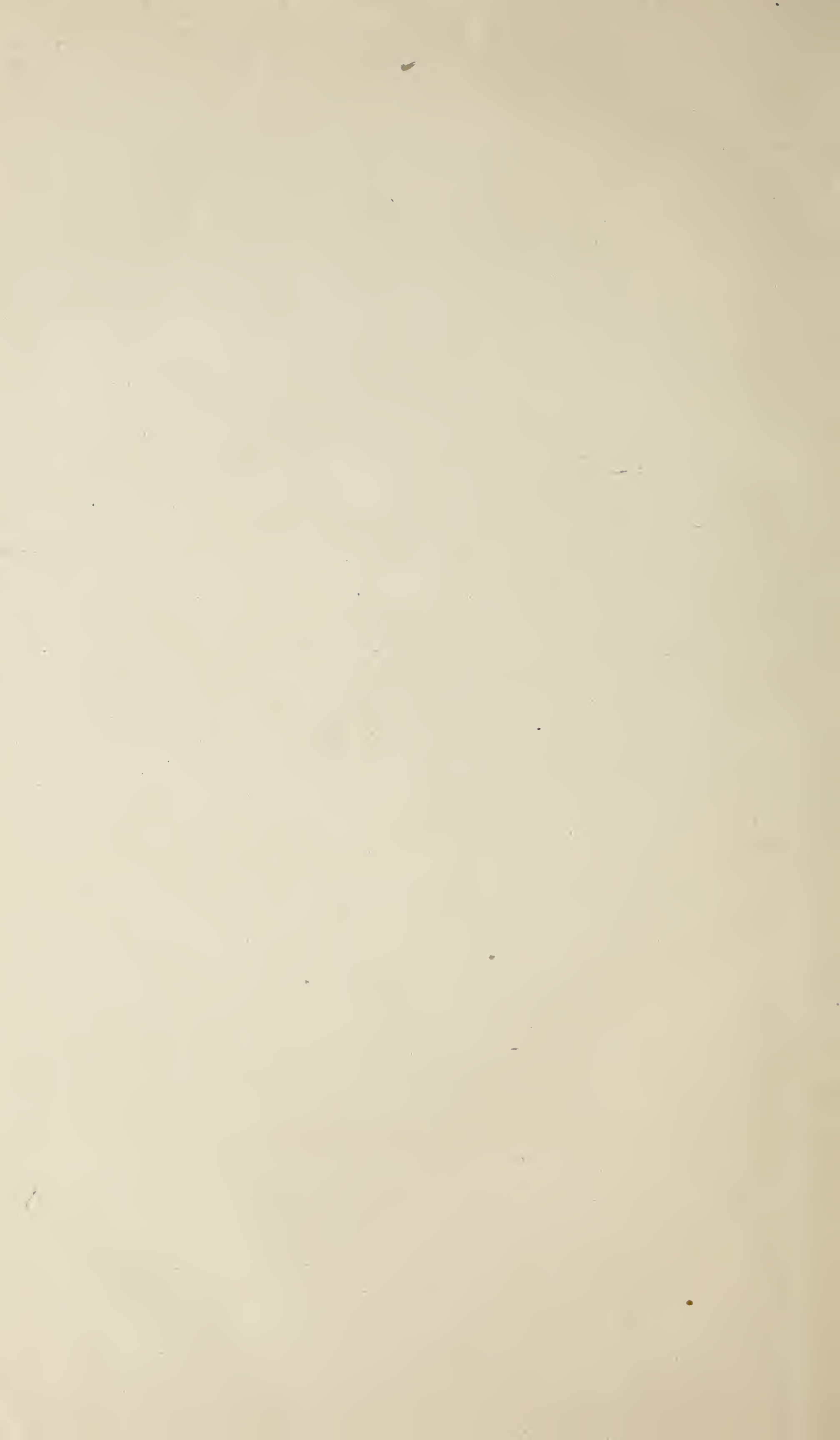
## Literaturverzeichnis.

1. A. de Bary: Untersuchungen über die Perenosporeen und Saprolegniaceen und die Grundlagen eines natürlichen Systems der Pilze. Abhandl. d. Senckenb. naturf. Ges., XII, 1881.
2. — —: Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bakterien. Leipzig 1884.
3. A. Fr. Blakeslee: Sexual reproduction in the Mucorineae. Proc. Am. Acad., 40, 1904.
4. — —: Zygospore-germination in the Mucorineae. Annales mycologici, 1906, Bd. IV, p. 1 ff.
5. A. Boirivant: Recherches sur les organes de remplacement chez les plantes. Ann. sc. nat. Bot., 8. Série, Tome VI, 1897, p. 307 ff.
6. O. Brefeld: Untersuchungen aus dem Gesamtgebiet der Mykologie, Heft 1—14, 1872—1905.
7. H. Burgeff: Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erblichkeit bei *Phycomyces nitens*. Flora, VII, VIII, 1915, S. 259 ff., 353 ff.
8. L. Čelakovsky: Beiträge zur Fortpflanzungsphysiologie der Pilze. Prag 1906.
9. — —: Weitere Beiträge zur Fortpflanzungsphysiologie der Pilze. Sitzungsber. d. K. Böhm. Ges. d. Wissensch., 1912, math.-nat. Kl.
10. P. Claussen: Über Eientwicklung und Befruchtung bei *Saprolegnia monoïca*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 26, 1908, S. 144 ff.
11. B. M. Davis: Oogenesis in *Saprolegnia*. Bot. Gaz., XXXV, 1903, S. 233 ff.
12. R. Dostal: Zur experimentellen Morphogenesis bei *Circaea*. Flora, III, 1911, S. 1 ff.
13. L. Errera: Die große Wachstumsperiode bei *Phycomyces*. Bot. Zeitung, 42, 1884, S. 497 ff.
14. Fr. Eschenhagen: Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum von Schimmelpilzen. Diss. Leipzig. Stolp 1889.
15. A. Fischer: Phycomyceten. Rabenhorsts Kryptogamenflora, I, Abt. IV. Leipzig 1892.
16. A. B. Frank: Über den Einfluß des Lichtes auf den bilateralen Bau der symmetrischen Zweige von *Thuja occidentalis*. Jahrb. f. wiss. Bot., 9, 1873, S. 147 ff.

17. R. la Garde: Über Aerotropismus an den Keimschläuchen der Mucorineen. Zentralblatt f. Bakt., II. Abt., XXXI, 1912, S. 246 ff.
18. K. Goebel: Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Schenks Handbuch d. Bot., III, 1, 1884.
19. — —: Über die Fruchtsprosse der Equiseten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., IV, 1886, S. 184 ff.
20. — —: Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
21. F. Gräntz: Über den Einfluß des Lichtes auf die Entwicklung einiger Pilze. Diss. Leipzig, 1898.
22. G. Haberlandt: Zur Kenntnis der Konjugation bei *Spirogyra*. Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, 99, I, 1890, S. 390 ff.
23. L. Horn: Willkürliche Entwicklungsänderungen bei *Achlya*. Diss. Halle, 1904.
24. C. H. Kauffmann: A contribution to the physiology of the Saprolegniaceae, with special reference to the variations of the sexual organs. Ann. of Bot., 22, 1908, S. 361 ff.
25. G. Klebs: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.
26. — —: *Sporodinia grandis*. Jahrb. f. wiss. Bot., 32, 1898, S. 1 ff.
27. — —: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. II. Jahrb. f. wiss. Bot., 33, 1899, S. 513 ff.
28. — —: Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Jahrb. f. wiss. Bot., 35, 1900, S. 80 ff.
29. — —: Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen. Jena 1903.
30. — —: Probleme der Entwicklung. Biol. Zentralblatt, 24, 1904, S. 257.
31. — —: Über künstliche Metamorphosen. Abh. Naturforsch. Ges. Halle, XXV, 1903—06.
32. J. Klein: Zur Kenntnis des *Pilobolus*. Jahrb. f. wiss. Bot., VIII, 1872, S. 305 ff.
33. P. Klemm: Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 28, 1895, S. 627 ff.
34. P. Köhler: Beiträge zur Kenntnis der Reproduktions- und Regenerationsvorgänge bei Pilzen . . . Flora, 97, 1907, S. 216 ff.
35. E. Korschelt: Die Lebensdauer der Tiere und die Ursachen ihres Todes. Beiträge z. pathol. Anatomie u. zur allgem. Pathol., 63, 2, 1916/17.
36. A. Lendner: Les Mucorinées de la Suisse. Matériaux pour la Flora cryptogamique suisse, 3, Fasc. I. Bern 1908.
37. W. Magnus: Über Formbildung der Hutpilze. Archiv f. Biontologie, I, 1906, S. 81 ff.
38. P. Obel: Researches on the conditions of the forming of oogonia in *Achlya*. Ann. Mycol., VIII, 1910, S. 421 ff.
39. W. Pfeffer: Physiologie. 2. Aufl. Leipzig 1904.
40. — —: Über einen neuen heizbaren Objekttisch . . . Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikroskop. Technik, VII, 1890.
41. W. Rothert: Die Entwicklung der Sporangien bei den Saprolegnieen. Cohns Beiträge z. Biol., V, 1888, S. 291 ff.
42. R. Sadebeck: Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus*. Hamburg 1884.
43. R. Sammet: Untersuchungen über den Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Bot., 41, 1905 S. 611 ff.

44. A. Schröter: Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora, 95, 1905, S. 1 ff.
45. G. Thuret: Recherches sur les zoospores des Algues. Ann. sc. nat. Bot., 3. Sér., Tome 14, 1850, Pl. 22.
46. Van Tieghem: Recherches sur les Mucorinées. Ann. sc. nat. Bot., 5. Sér., Tome 17, 1873, S. 261 ff.
47. — —: Nouvelles recherches sur les Mucorinées. Ann. sc. nat. Bot., 4. Sér., Tome 1, 1875, S. 19 ff.
48. M. Tiesenhausen: Beiträge zur Kenntnis der Wasserpilze der Schweiz. Diss. Stuttgart, 1912.
49. A. H. Trow: The Kariology of *Saprolegnia*. Ann. of Bot., IX, 1895, S. 609 ff.
50. — —: Observations on the Biology and Cytology of a new variety of *Achlya americana*. Ann. of Bot., XIII, 1899, S. 131 ff.
51. M. J. Trzebinsky: Über den Einfluß verschiedener Reize auf das Wachstum von *Phycomyces nitens*. Anzeiger d. Akad. d. Wiss. in Krakau, math.-nat. Kl., 1902, S. 112 ff.
52. H. Vöchting: Zur Physiologie der Knollengewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 34, 1899, S. 1 ff.
53. — —: Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen 1908.
54. C. Werner: Die Bedingungen der Konidienbildung bei einigen Pilzen. Diss. Basel, 1898.
55. A. Wieler: Die Beeinflussung des Wachstums durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Unters. aus d. Bot. Institut z. Tübingen, I, 2, 1883.
56. H. Winkler: Über die nachträgliche Umwandlung von Blütenblättern und Narben in Laubblätter. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 20, 1902, S. 494 ff.
57. — —: Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot., 45, 1908, S. 1 ff.
58. — —: Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1908.

---



# Lebenslauf.

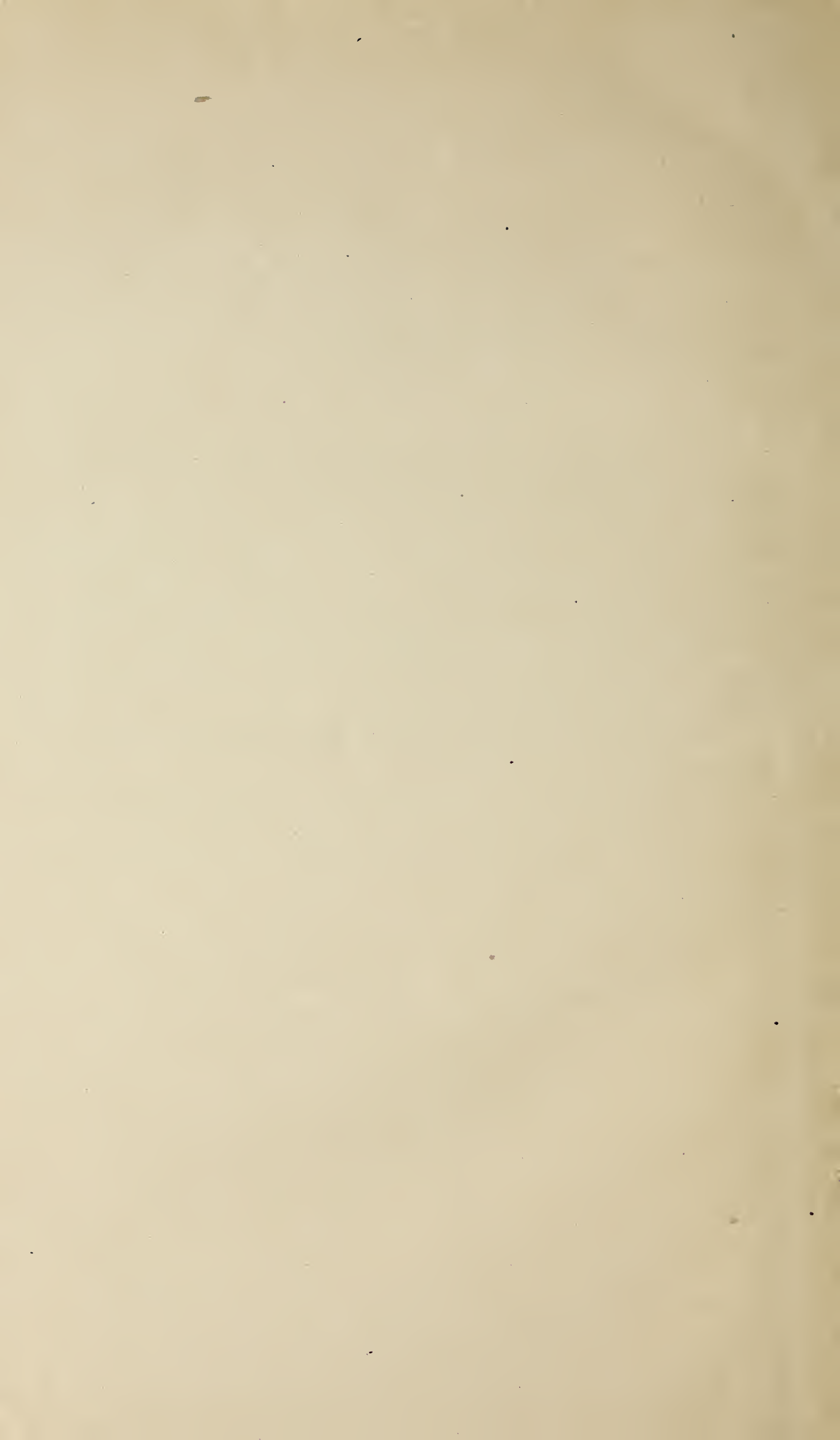
---

Ich, Johanna Helene Götze, ev.-luth. Konfession, wurde am 26. Juni 1890 zu Leipzig als Tochter des Lehrers Johannes Otto Götze geboren. Nach beendeter Schulbildung auf Volksschulen und später auf der Höheren Mädchenschule der Stadt Leipzig besuchte ich das Lehrerinnenseminar meiner Vaterstadt. Nach zweijähriger praktischer Lehrtätigkeit legte ich im Herbst 1912 die Wahlfähigkeitsprüfung ab und studierte darauf vom Wintersemester 1912/13 bis Wintersemester 1916/17 an der Universität Leipzig Botanik, Zoologie, Erdkunde und Pädagogik.

Ich besuchte Vorlesungen und Übungen der Herren Professoren und Dozenten:

Barth, Buder, Chun, Hantzsch, Jungmann, Koßmat, Lehmann, Meisenheimer, Partsch, Pfeffer, Rinne, Scheu, Sieglbauer, Simroth, Spranger, Woltereck, Wundt.

---






3 0112 072671784